SÉRIE A, N° 4634
N° D'ORDRE : 5481

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme DIOMAIUTO née BONNAND, Janine

Première Thèse

" MORPHOLOGIE ET ONTOGÉNIE DE QUELQUES ESPÈCES DE *NICOTIANA*. ÉTUDE DE L'INFLORESCENCE "

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

" PATHOLOGIE DU TABAC "

Soutenues le 10 Novembre 1965 devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL — *Président*
EICHHORN, CAMEFORT — *Examinateurs*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
Laboratoire de Botanique de la Sorbonne
12, rue Cuvier
PARIS-V^e^

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544306_0067

Série A, n° 4634
N° d'ordre : 5481

THÈSES

présentées

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Mme DIOMAIUTO née BONNAND, Janine

Première Thèse

" MORPHOLOGIE ET ONTOGÉNIE DE QUELQUES ESPÈCES DE *NICOTIANA*. ÉTUDE DE L'INFLORESCENCE "

Deuxième Thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

" PATHOLOGIE DU TABAC "

Soutenues le 10 Novembre 1965 devant la Commission d'examen

MM. PLANTEFOL — *Président*
EICHHORN, CAMEFORT — *Examinateurs*

REVUE DE CYTOLOGIE
ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
Laboratoire de Botanique de la Sorbonne
12, rue Cuvier
PARIS-V^e^

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen . . . . . M. ZAMANSKY

BRELOT, T, Analyse supérieure.
PRENANT, T, Anatomie et histologie comparée.
GRASSÉ, T, Evolution des êtres organisés.
PREVOST, T, Chimie organique.
WYART, T, Minéralo. et cristallo.
TEISSIER, T, Zoologie.
MANGENOT, T, Biologie végé. (Orsay).
AUGER, T, Physique quantique et relativité.
MONNIER, T, Physiologie générale.
PIVETEAU, T, Paléontologie.
ROCARD, T, Physique ENS.
CARTAN, T, Mathématiques ENS.
LAFFITTE, T, Chimie générale.
N..., T, Géométrie supérieure.
COULOMB, T, Physique du globe.
Mlle COUSIN, T, Biologie animale SPCN.
CHRÉTIEN, T, Chimie minérale.
BOCQUET, T, Zoologie.
KASTLER, T, Physique ENS.
EPHRUSSI, T, Génétique.
RIVIÈRE, T, Géologie SPCN et sédiment. (Orsay).
GAUTHERET, T, Biologie végétale PCB.
LUCAS R., T, Recherches physiques.
THOMAS A., T, Biologie cellulaire.
ARNULF, T, Optique appliquée.
MORAND, T, Physique enseignement.
SOLEILLET, T, Physique PCB.
FORTIER, T, Mécanique exp. des fluides.
DRACH, T, Zoologie.
QUENEY, T, Météo et dynamique atmos.
GALLIEN, T, Embryologie.
EICHHORN, T, Botanique.
DE CUGNAC, T, Biologie végétale SPCN.
Mlle CAUCHOIS, T, Chimie physique.
THELLIER, T, Physique du globe.
L'HÉRITIER, T, Biologie générale (Orsay).
GRIVET, T, Radioélectricité (Orsay).
PONCIN, T, Mécanique générale.
DU BREIL, T, Arith. et théorie des nombres.
QUELET, T, Chimie organique.
CAGNIARD, T, Géophysique appliquée.
CHAMPETIER, T, Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER, T, Micropaléontologie.
JUNG, T, Géologie.
TRILLAT, T, Microscopie et diffrac-élec.
WIEMANN, T, Chimie organ. et struct.
JACQUINOT, T, Spectroscopie et physique céleste (Orsay).
VASSY, T, Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES, T, Théorie physique.
AMIEL, T, Chimie générale.
HOCART, T, Minéral. et cristall.
J. P. MATHIEU, T, Physique optique.
COUTEAUX, T, Cytologie.
MAY, T, Zoologie.
CHOQUET, T, Théorie des fonctions et topologie.
FELDMANN, T, Biologie végétale marine.
GUINIER, T, Physique des solides (Orsay).
JOST, T, Physiologie comparée.
FORTET, T, Calcul des probabilités et physique mathématique.
SCHWARTZ, T, Calcul dif. et intégral.
CHOUARD, T, Physiologie végétale.
MALAVARD, T, Aviation (technique aéron.).
NORMANT, T, Synthèse organique.
BENARD, T, Chimie minérale.
BUVAT, T, Botanique ENS.
DUGUÉ, T, Statistique mathématique.
SOULAIRAC, T, Psychophysiologie.
ULRICH, T, Physiologie végé. appli.
MARÉCHAL, T, Optique théo. et appli.
KIRRMANN, T, Théories chimiques.
CHADEFAUD, T, Botanique.
Mlle LE BRETON, T, Physio. de la nutrition.
LELONG, T, Appli. de l'ana. à la géom.
DEVILLERS, T, Anatomie et histo. compa.
EHRESMANN, T, Topologie algébrique.
FRANCON, T, Physique SPCN.
GLANGEAUD, T, Géogra. phys. et géol.
DODEMENT, T, Mathématiques MGP.
PISOT, T, Technique math. de la physi.
ROCH, T, Géologie.
SCHATZMANN, T, Astrophysique.
TERMIER, T, Géologie générale.
ZAMANSKY, T, Mathématiques générales.
LENNUIER, T, Physique MGP.
RIZET, T, Génétique (Orsay).
ROUTHIER, T, Géologie appliquée.
Mme TONNELAT, T, Physique théorique.
DIXMIER, T, Mathématiques MPC.
SOUCHAY, T, Chimie générale.
AIGRAIN, T, Electrotechn. géné.
BRUSSET, T, Chimie systématique.
M. LÉVY, T, Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX, T, Chimie biologique.
Mme HUREL-PY, T, Biologie végétale PCB.
PANNETIER, T, Chimie générale.
BRUN, T, Mécanique des fluides I.
LEDERER, T, Chimie biologique (Orsay).
Mme DUBREIL, T, Mathématiques (agrég.).
Mme LELONG, T, Math. II ENS.
BELLAIR, T, Géologie SPCN.
COTTE, T, Physique électricité.
DUBOIS J. E., T, Chimie organique.
LAMOTTE, T. Zoologie ENS.
MICHEL A., T, Chimie minérale (Orsay).
CLMER, T, Energét que générale.
ROUAULT, T, Electricité (Orsay).
GAUTHIER, T, Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ, T, Chimie physique.
BROSSEL, T, Physique atomique.

Buser, T, Physiologie comparée.
Camus, T, Physio. végé.
Castaing, T, Physique II thermo. (Orsay).
Curien, T, Minéralo. et cristal.
Moyse, T, Physio. végé. (Orsay).
Mme Charniaux-Cotton, T, Evolution des êtres organisés.
Possompes, T, Zoologie.
Pullmann, T, Chimie quantique.
Teillac, T, Physique nuc. et radioactivité (Orsay).
Tonnelat, T, Bio. physico-chim. (Orsay).
Ville, T, Econométrie.
Willemart, T, Chimie PCB.
Dode, T, Chimie (Orsay).
Freymann, T, Recherches physiques.
Guinochet, T, Biolo. végé. SPCN (Orsay).
Rollet, T, Chimie minérale.
Mlle Josien, T, Chimie SPCN.
Chevalley, T, Géométrie algébrique et théorie des groupes.
Arnoult, T, Electronique (Orsay).
Chapelle, T, Physique I (Orsay).
Delange, T, Mathématiques I (Orsay).
Deny, T, Mathé. géné. (Orsay).
Germain, T, Mécanique théorique des fluides.
Lucas, T, Géologie.
Allard, T, Chimie physique.
Berthelot, T, Physique des particules fondamentales (Orsay).
Bricard, T, Météor. et physique de l'atm.
Mme Albe-Fessard, T, Psycho. physio.
Friedel, T, Physique des solides (Orsay).
M. Julia, T, Etudes des moléculaires complexes.
Lender, T, Biologie animale SPCN (Orsay).
Magat, T, Physico chimie des radio-éléments.
Mlle Quintin, T, Electrochimie.
Monod, T, Chimie du métabolisme.
Benoit, T, Physio. animale (Orsay).
De Poseel, T, Analyse numérique.
Charlot, T, Chimie analytique.
Lemée, T, Ecologie végétale (Orsay).
Guérin, T, Chimie MPC (Orsay).
Chatelet, T, Chimie PCB.
Jean, T, Physio. nucléaire (Orsay).
Mattler, T, Physique SPCN.
Bergerard, T, Zoologie (Orsay).
Bertein, T, Electronique (Orsay).
Boussières, T, Radiochimie.
Mme Couture, T, Thermo. et méca. physique.
Ellemberger, T, Géologie des grandes régions du globe (Orsay).
Franc, T, Biologie animale PCB.
Schnell, Botanique tropicale.
Stlkowski, T, Physiologie végétale.
Acher, T, Chimie biologique.
Baudoin, T, Biologie animale PCB.
Beaumont, Biologie animale SPCN.
Blamont, Géophysique ionosphère.
Boureau, T, Botanique.
Curie D., Physique MGP.
Durand-Delga, T, Géologie.
Freon, T, Chimie organique (Orsay).
Heller, T, Physiologie végétale.
Tortrat, T, Calcul des probabilités.
Cailleux, T, Géologie SPCN.
Magnan, Physique électricité.
Daudel, T, Mécanique ondulatoire appli. à la chimie théo. et à la phys. nucléaire.
Mlle Fourcroy, Biologie végétale SPCN.
Mme Choquet-Bruhat, Mécanique analytique et méca. céleste.
Mlle Veil, T, Physiologie générale.
Siestrunck, T, Méca. phys. et expérimentale.
Lacombe, T, Métallurgie des métaux nucléaires (Orsay).
Brochard, T, Physique PCB (Orsay).
Cabannes, T, Mécanique générale.
Lesieur, T, Math. I (Orsay).
Mazet, T, Méca. géné. (Orsay).
Caire, Géogra. physique et géo. dynami.
Comolet, Méca. des fluides.
Corabœuf, T, Physio. animale (Orsay).
Delloue, T, Physique de l'exosphère.
Gorenflot, Botanique II (Orsay).
Houillon, Biologie animale PCB.
Jullien J., Chimie SPCN (Orsay).
Malgrange, T, Technique mathé. de la phys. (Orsay).
Olivier, Anthropologie.
Nozeran, T, Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre, T, Physique ENS (Orsay).
Chevaugeon, T, Botanique (Orsay).
Kahane, T, Mathématiques (Orsay).
Samuel, T, Math. ENS féminines.
Kourganoff, T, Astronomie (Orsay).
Thiry, T, Méca. céleste.
Abeles, Physique SPCN.
Amat, T, Physique PCB.
Auboin, T, Géologie.
Mme Benoit-Gueutal, T, Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
Bougis, Biologie marine (Villefranche-s-Mer).
Bruhat, T, Math. MPC.
Brunn, T, Géologie historique (Orsay).
Chabbal, T, Physique MGP (Orsay).
Deheuvels, T, Math. propé.
D'Espagnat, T, Physique théorique (Orsay).
Furon, T, Géologie SPCN.
Mme Gans, T, Génétique.
Genevès, Biologie végétale PCB.
Guilbert, Physique (CUS Orléans)
Hupe, T, Pétrographie.
Hollande, T, Biolo. géné.
Lions, T, Analyse numérique.
Haitte, T, Chimie PCB.
Meyer, Physique propé.
Nicolas, Géologie appliquée.
Panigel, Biologie générale.
Ravier, Pétrographie.
Roseau, T, Méca. thérorique des fluides.
Roubine, Electronique.
Silber, T, Chimie PCB.
Uebersfeld, T, Electronique.
Yvon, T, Théories physiques.
Hervé, T, Mathématiques.
Néron, T, Math. MPC (Orsay).
Mme Pecker-Wimel, T, Astrophysique.
Balkansky, Physique MPC.
Le Corre, T, Electricité.
Delcroix, T, Physique théorique (Orsay).
Gourdin, Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Lehmann, T, Phys. exp. des hautes énergies.

Nataf, T, Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
Echalier, Biologie animale PCB.
Barraud, Physiolo. cellulaire.
Lioret, Physiologie végé. (Orsay).
Dars, Géologie structurale et géolo. appli.
Camefort, T, Botanique (agrégation).
Vichniewsky, T, mécanique industrielle.
Blaquière, Electronique (Orsay).
Arnous, T, Physique théorique.
Tatibouet, Chimie (CSU Orléans).
Malliavin, T, Math. propé. (Orsay).
Gaudemar, Chimie propé.
Perez y Jorba, Physique exp. des hautes énergies (Orsay).
David, T, Chimie (agrégation Orsay)
Brousse, T, Mécanique théorique.
Rosch, T, Astronomie.
Guy, T, Physique expérimentale.
Lazard, Math. MPC.
Morel P., Physique MPC.
Arsac, Programmation.
Lefebvre, Chimie MPC.
Chapeville, Biochimie.
Benoit, Physique CPEM.
Rio, Chimie CPEM.
Jauzein, Géologie ENS.
Prévost G., BV CPEM.
Favard P., BA CPEM.
Vilkas, Chimie CPEM.
Mlle Ficini, Chimie CPEM.
Lequeux, Astronomie.
Cohen-Tannoudji, Physique MPC.
Tavernier, Physique CPEM.

Mme Roizen, Physique CPEM.
Durand M., BA SPCN.
Pascaud, Physiologie.
Mme Petit, BA CPEM.
Brousse, Géologie (Orsay).
Cagniac, Physique (agrégation (Osay).
Leberre, Zoologie (Orsay).
Scheffer, Microbiologie (Orsay).
De Gennes, Physique des solides (Orsay).
Riou, Physique nuclé. exp. (Orsay).
Clauser, Chimie biolo. (Orsay).
Chevalier, Physio. animale (Orsay).
Jancovici, Physique atomique (Orsay),
Falk-Vairant, Physique nucléaire (Orsay).
Fetizon, Chimie propé. (Orsay).
Cerf, Mathématiques (Orsay).
Lurcat, Physique.
Rigaudy, Chimie SPCN.
Sigwalt, *Idem.*
Fournet, Electricité générale.
Collongues, Chimie CPEN.
Dubert, Biochimie.
Lavorel, Biologie physico-chimique.
Morel F., Physiologie comparée.
Talbot, Génétique chimique.
Mme Nougarède, Botanique.
François, Zoologie.
Ivanoff, Océanographie physique.
Cadiot, Chimie organique.
Baruch, Physique propédeutique.
Nozières, Physique générale.
Bok, Physique propédeutique.
Slonimski, Génétique.

Le Secrétaire Général : R. Poullain.

UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK - LEIDEN -

REVUE DE CYTOLOGIE ET DE BIOLOGIE VÉGÉTALES
TOME XXIX — FASCICULE 1-2 — 1966

Morphologie et ontogénie de quelques espèces de *Nicotiana*. Etude de l'inflorescence

par

Mme J. DIOMAIUTO-BONNAND

Résumé. — Ce mémoire comporte l'étude comparative de quatre espèces de *Nicotiana*, principalement de leurs *inflorescences*. Les espèces examinées sont le *N. glutinosa*, le *N. tabacum*, le *N. rustica* et le *N. nudicaulis*.

Chez ces quatre espèces, l'élément d'inflorescence est *la cyme unipare scorpioïde*. Chez le *N. glutinosa*, la cyme se trouve à l'état isolé. Chez les autres espèces, les cymes, en nombre plus ou moins important, forment des ensembles complexes.

L'étude des inflorescences est précédée, dans tous les cas, de celle *du point végétatif* qui présente toujours un anneau initial, un méristème d'attente et un méristème médullaire, aisément reconnaissables.

I. — La cyme unipare scorpioïde (étude faite chez le *N. glutinosa*)

L'étude ontogénique a permis d'expliquer la structure adulte de cette inflorescence (fleurs réparties sur un côté de l'axe suivant deux orthostiques, bractées réparties sur l'autre côté suivant deux autres orthostiques) par le fonctionnement d'une série de bourgeons naissant les uns à partir des autres par *différenciation* suivie de *dédifférenciation* et évoluant successivement dans des plans alternativement perpendiculaires.

La cyme unipare scorpioïde du *N. glutinosa* présente deux particularités intéressantes : la première est sa *possibilité de transformation en cyme bipare* ; la seconde est *l'état d'équilibre instable entre l'état végétatif et l'état inflorescentiel* dans lequel elle se trouve très souvent ; cette instabilité est marquée, morphologiquement, par l'apparition de fleurs avortées, de bractées très développées et de bourgeons végétatifs à l'aisselle de ces bractées ; elle aboutit souvent, dans les cultures faites en serre, à la *transformation de l'inflorescence en rameau végétatif* (*réversion*) par suite d'une modification du fonctionnement de l'un des bourgeons qui devient capable d'édifier un axe feuillé durant un temps quelquefois très long.

Une étude des divers cas de réversion rencontrés est effectuée.

II. — Les groupements de cymes unipares scorpioïdes (cyme bipare et grappe de cymes)

Chez le *N. tabacum*, le *N. rustica*, le *N. nudicaulis*, les cymes (unipares ou bipares) sont disposées en grappes sur l'axe principal et les axes d'ordres supérieurs : l'inflorescence, chez ces trois espèces, est une *grappe, plus ou moins complexe, de cymes*. Cette grappe est « terminée » par une fleur.

— Une étude de *l'évolution du méristème apical* édifiant la grappe complexe de cymes est effectuée pour chacune de ces trois espèces. Un essai d'interprétation concernant le fonctionnement de ce méristème est décrit.

— Une attention particulière a été prêtée *aux méristèmes axillaires inflorescentiels. Plusieurs phases* par lesquelles passe chacun de ces bourgeons depuis son apparition jusqu'au début de son organogenèse sont distinguées.

— Un intérêt spécial a également été porté aux *sens d'initiation et de développement* de ces méristèmes sur l'axe principal et les axes secondaires, intérêt suscité par la diversité des sens de floraison observés.

Cette étude a montré que le sens de *développement* des bourgeons axillaires *varie d'une espèce à l'autre*, et qu'il peut également varier à *l'intérieur d'une même espèce* d'un individu à l'autre lorsque des grandes différences de *vigueur* sont observées.

Le sens de *développement varie* également à *l'intérieur d'une même inflorescence* suivant la partie considérée. Un changement du sens *d'initiation* est en outre observé au niveau de la *cyme bipare*. Le *N. rustica* offre à cet égard un intérêt particulier, car toutes les formes de transition (tant du point de vue morphologique que du point de vue ontogénique) peuvent être observées entre la grappe de cymes et la cyme unipare.

INTRODUCTION

A la suite des travaux de L. Plantefol et de ses conceptions novatrices sur la phyllotaxie et sur le fonctionnement des méristèmes apicaux, un intérêt nouveau a été porté, en France, aux études ontogéniques. Les apex végétatifs ont, en premier lieu, fait l'objet d'une investigation assez étendue ; les travaux portant sur les apex floraux et inflorescentiels sont, jusqu'à présent, moins nombreux.

Ainsi les problèmes ontogéniques posés par la cyme (en particulier par la cyme unipare scorpioïde) n'ont été envisagés que très récemment par A. Favard (1960, 1963) dont le travail a porté sur les Borraginacées et les Droséracées. L'étude morphologique et ontogénique de quelques espèces de *Nicotiana* nous a permis d'aborder les problèmes posés, chez les Solanacées, non seulement par la cyme mais également par la grappe composée de cymes.

Les quatre espèces choisies sont : le *N. glutinosa* L., le *N. tabacum* L. (v. *white burley*), le *N. rustica* L. (v. *brasilia*) et le *N. nudicaulis* Watson.

Leurs inflorescences sont morphologiquement assez différentes. Cependant l'élément constitutif est toujours la *cyme unipare scorpioïde*.

Chez le *N. glutinosa*, l'inflorescence est constituée d'une seule cyme prolongeant l'axe végétatif (et dont une particularité intéressante est sa possibilité de transformation en rameau végétatif). Chez les trois autres espèces elle est formée par un groupement plus ou moins complexe de cymes dont l'aspect est assez variable : grappe allongée chez le *N. rustica*, cyme multipare chez le *N. tabacum*, cyme bipare pour l'extrémité du *N. nudicaulis*. De plus, le sens de floraison est également très variable d'une espèce à l'autre et même parfois à l'intérieur d'une même espèce (floraison acropète, simultanée ou basipète). Des études morphologiques et ontogéniques précises étaient donc indispensables pour décider de la nature de ces inflorescences.

L'étude des méristèmes inflorescentiels a été précédée, dans tous les cas, de celle du point végétatif. Celui-ci a été observé principalement dans le but de montrer comment s'effectue le passage à la phase inflorescentielle. Le point végétatif du *N. tabacum*, par certains traits intéressants, a retenu davantage notre attention.

Ce travail comprend deux parties :

— Dans la première est effectuée l'étude morphologique et ontogénique de la *cyme unipare scorpioïde* du *N. glutinosa*. Une attention particulière est prêtée aux phénomènes de réversion.

— La seconde partie est consacrée à l'étude des *groupements de cymes unipares scorpioïdes* (cyme bipare et grappe composée de cymes) chez les *N. tabacum, N. rustica* et *N. nudicaulis.* Pour chacune de ces espèces nous suivons *l'évolution du méristème apical* lors des phases végétative et inflorescentielle ; nous étudions ensuite comment évoluent *les méristèmes axillaires inflorescentiels les uns par rapport aux autres* : seule, en effet, la connaissance de leur *ordre d'initiation* et de leur *ordre de développement* pouvait expliquer les variations observées dans le sens de floraison.

L'examen de ces trois espèces est suivi d'une récapitulation — et discussion — des principaux faits observés.

*
* *

Nous tenons à exprimer ici notre extrême gratitude à notre maître, M. le Professeur Plantefol, Membre de l'Institut, qui nous a permis de réaliser ce travail en nous accueillant dans son laboratoire. Il nous a proposé le sujet de ces recherches et nous a toujours guidée et encouragée avec beaucoup de bienveillance. Nous sommes pleinement consciente de tout ce que nous lui devons.

M. le Professeur Chouard a bien voulu accepter la charge d'être notre « parrain » au Centre National de la Recherche Scientifique. Nous lui sommes très vivement reconnaissante de l'attention qu'il a bien voulu accorder à notre travail. Ses conseils nous ont été très précieux et l'accueil chaleureux qu'il nous a toujours réservé a été pour nous un grand encouragement.

Nous remercions également très vivement M. le Professeur Camefort qui a bien voulu être le rapporteur de cette thèse. Ses conseils avisés nous ont toujours été d'un grand secours. Nous l'assurons de notre respectueuse sympathie.

Nous voulons aussi adresser nos très vifs remerciements à M. le Professeur Eichhorn qui a accepté de publier ce Mémoire dans la *Revue de Cytologie et de Biologie végétales* et nous a toujours reçue avec beaucoup de bienveillance. Nous lui sommes également très reconnaissante d'avoir bien voulu faire partie de notre Jury.

Nos très sincères remerciements vont aussi à M. le Professeur Buvat, Membre de l'Institut, qui nous a toujours accordé de grandes facilités pour la réalisation des cultures de Tabac aussi bien dans les serres que dans le jardin de l'Ecole Normale Supérieure.

Notre affectueuse reconnaissance s'adresse également à nos collègues et amis : les nombreuses discussions que nous avons eues ensemble, leurs conseils et leurs critiques nous ont été particulièrement profitables.

Nos remerciements amicaux vont enfin à toutes les personnes qui nous ont aidée dans la réalisation matérielle de ce travail ainsi qu'à M. Reverdy qui a assuré la culture des Tabacs avec beaucoup de soin et de compétence.

HISTORIQUE

Historique concernant les méristèmes apicaux

I. — Le méristème apical végétatif

Théorie de l'anneau initial

Ses vues nouvelles sur la phyllotaxie amenaient en 1947 L. Plantefol à révolutionner les conceptions, jusqu'alors admises (1), concernant le fonctionnement des méristèmes apicaux.

A la notion de spirale génératrice, L. Plantefol opposait la notion d'*hélices foliaires multiples* associée à celle de *contiguïté* (1946-1947). « La réalité phyllotaxique est constituée par des successions de feuilles qui tracent à la surface de la tige des hélices foliaires, le plus souvent multiples, dont la présence traduit l'activité de plusieurs centres *générateurs de feuilles,* au point végétatif ». Ces centres générateurs sont répartis dans un anneau épaissi, subapical : *l'anneau initial.* Pour cet auteur la zone initiatrice n'est pas la zone apicale axiale comme l'ont pensé et le pensent encore de nombreux auteurs, en effet la suppression de cette dernière (section de deux épaisseurs de cellules apicales, L. Plantefol, 1951) ne perturbe pas l'édification de la tige.

R. Buvat (1950, 1951, 1952, 1955), par des recherches cytologiques approfondies, apportait la pleine confirmation de ces faits chez plusieurs *Dicotylédones.* Il précisait, en outre, les caractères et le comportement des différents territoires de l'apex. Il distingue : l'*anneau initial,* formé par les parties latérales de la tunica de Schmidt (1924), caractérisé par un état méristématique très poussé et siège d'une intense activité proliférative ; le *méristème d'attente,* zone centrale moins méristématique que l'anneau initial qui n'entrera en activité que lors de la phase reproductrice ; il est constitué du *promériстème sporogène* (partie axiale de la tunica) et du *promériстème réceptaculaire* (essentiel du corpus de Schmidt). A la partie inférieure du corpus se situe le *méristème médullaire* qui édifie la moelle.

(1) On pourra trouver l'historique des différentes théories émises dans les mémoires de R. Buvat (1952, 1955), H. Camefort (1956), A. Lance (1957 *b*) et A. Nougarède (1963).

Ces trois territoires s'ordonnent suivant le schéma ci-contre :

Tunica	Anneau initial	Méristème d'attente
	Proméristème sporogène	
Corpus	Proméristème réceptaculaire	
	Méristème médullaire	

De son côté H. Camefort (1950, 1951, 1954, 1956) distinguait, dans le point végétatif de quelques Gymnospermes, 3 zones à caractères cytologiques et dynamiques différents : une *zone apicale* peu méristématique par rapport aux autres territoires de l'apex, constituée de cellules pauvres en acide ribonucléique et ne se divisant que rarement ; un méristème de flanc, *l'anneau initial,* nettement plus méristématique que la zone apicale, formé de cellules riches en acide ribonucléique et proliférant activement ; le méristème médullaire, plus méristématique que la zone apicale sous laquelle il se situe, produisant la moelle. H. Camefort souligne la *grande sensibilité des cellules de l'anneau initial* et *du méristème médullaire aux variations saisonnières d'activité, témoin du rôle important de ces deux territoires dans l'édification de la pousse feuillée.*

L'anneau initial fut observé un peu plus tard dans l'apex d'autres Gymnospermes par M. Dayes-Dujeu (1957), R. Tribot (1961) et J. Taillandier (1965).

G. Bersillon en 1951, étudiant le fonctionnement de l'anneau initial dans le point végétatif du *Papaver somniferum,* considérait trois phases par lesquelles passent les différents secteurs de l'anneau initial : une *phase morphogène* qui aboutit à la saillie des primordiums ; une *phase de restauration* par laquelle l'anneau initial entamé par la surrection des primordiums se régénère à leur aisselle ; une phase de *repos relatif* avant l'entrée dans une nouvelle phase morphogène. L'anneau initial fut observé par lui un peu plus tard chez diverses Dicotylédones (1955, 1957).

A. Lance (1952), par une étude statistique de la répartition des mitoses, montrait chez *Vicia faba* la rareté des mitoses dans la région apicale et leur grande abondance dans les régions latérales de l'apex correspondant à l'anneau initial. L'auteur décrivit également un anneau initial chez plusieurs Composées et chez d'autres Dicotylédones (1954 à 1960, A. Nougarède 1963).

L'anneau initial a été observé par d'autres auteurs chez diverses Dicotylédones (les travaux concernant les Dicotylédones sont très nombreux ; voir R. Phelouzat, 1963 ; A. Nougarède, 1963) mais également chez les Monocotylédones (R. Buvat, 1953 ; A.-M. Catesson, 1953 ; N. Poux, 1957, 1958, 1960 ; Ph. Levacher, 1964) et aussi chez les Cryptogames vasculaires (R. Buvat et O. Liard, 1953).

II. — Les méristèmes reproducteurs

Depuis les travaux de Grégoire (1935, 1938), les méristèmes floraux ou inflorescentiels ont attiré l'attention de très nombreux chercheurs. Citons, parmi les travaux les plus importants des écoles étrangères, ceux de Newman (1936), Satina et Blakeslee (1941, 1943), Miller et Wetmore (1946), Boke (1947)... concernant les méristèmes floraux ; ceux de Reeve (1943), Philipson (1946 à 1954), Lawalree (1948), Rauh et Reznik (1951, 1953), Vaughan et Jones (1953)... concernant les méristèmes inflorescentiels.

Mais nous examinerons plus particulièrement ici les remarques faites par les auteurs qui, après avoir observé l'anneau initial au cours de la phase végétative, ont ensuite suivi la transformation du point végétatif en méristème floral ou inflorescentiel.

Dans son ouvrage sur « L'Ontogénie de la fleur », L. Plantefol montrait, en 1948, que lorsque l'axe végétatif se termine par une fleur, les sépales sont les dernières productions de l'anneau initial. Les pétales utilisent pour leur formation les parties de l'anneau initial subsistant entre les sépales, tandis que le corpus, après avoir donné la moelle de la tige, fournit les autres parties de la fleur. La fleur provient donc de la transformation du point végétatif.

A la suite de ces observations, R. Buvat montrait (1951 c, 1952) que la transformation du point végétatif du *Myosurus minimus* en méristème *floral* s'accompagne de profondes transformations : le méristème d'attente, jusqu'alors pratiquement inactif, se dédifférencie et s'active considérablement, tandis que l'anneau initial et le méristème médullaire cessent de fonctionner et se différencient. La partie tunicale du méristème d'attente (proméristème sporogène) s'agrandit et donne un « manchon méristématique » initiant les organes reproducteurs, tandis que le corpus (proméristème réceptaculaire) en proliférant donne « le porte méristème ».

A la base du méristème réceptaculaire naît un nouveau méristème de type médullaire qui donne naissance au pédoncule floral.

Le méristème floral provient donc bien de la transformation du point végétatif lui-même, contrairement aux assertions de Grégoire.

R. Buvat observait également (1952) que les transformations qui aboutissent à la formation de *l'inflorescence* du *Lupinus albus* sont identiques à celles qui aboutissent à la formation de la fleur.

Ces travaux étaient le point de départ d'une série de recherches :

Le rôle du méristème d'attente dans l'initiation des pièces reproductrices de la *fleur* était bientôt confirmé par G. Bersillon (1955) et R. Phelouzat (1957, 1958, 1963, 1964 a).

Lorsque la transformation du point végétatif conduit à une *inflorescence*, les faits qui ont été observés diffèrent quant au rôle de l'anneau initial et du méristème d'attente suivant les espèces étudiées :

Ainsi, chez certaines espèces, l'anneau initial disparaît au moment du passage à l'inflorescence et le méristème reproducteur s'édifie aux dépens du méristème d'attente qui s'active (voir : A. Lance, 1954 *b*, *c*, *d*, 1956, 1957 ; Lance-Nougarède, 1960, 1961 ; A. Nougarède, 1963 ; Lance et Rondet, 1957, 1958, 1959 ; A. Favard, 1956, 1960 *a*, 1963 ; N. Poux, 1957, 1960 *a* et *c* ; N. Magin, 1960).

Chez d'autres espèces, l'organogenèse continue à se faire dans un méristème latéral qui se restaure comme l'anneau initial de la phase végétative (anneau initial inflorescentiel, anneau organogène inflorescentiel), les transformations possibles dans la zonation de l'apex au moment du passage à l'inflorescence n'impliquant pas une disparition de l'anneau initial ni un changement dans son fonctionnement (voir : M. Hadj Moustapha, 1957, 1959 ; G. Bersillon, 1957, 1958 ; R. Phelouzat, 1957, 1962, 1963, 1964 ; A. Lance-Nougarède, 1961 ; G. Bernier, 1961, 1964 ; P. Vescovi, 1960, 1962, 1964 ; A. Nougarède, 1963).

Une description plus approfondie des observations faites par ces différents auteurs sera faite à la fin de ce travail.

Notons que si les études morphologiques et ontogéniques concernant les inflorescences n'ont été entreprises que depuis peu, les descriptions des différents types d'inflorescences et leur classification ont intéressé les botanistes depuis fort longtemps. Une revue de ces travaux a été fournie assez récemment par Rickett (1944, 1955).

Travaux effectués sur les *Nicotiana*

Les *Nicotiana*, sur lesquels ont été faites de nombreuses recherches physiologiques, ont fait l'objet, en morphologie, d'études surtout descriptives. L'une des plus anciennes remonte à 1864 avec D. Cauvet qui, dans son ouvrage traitant des Solanées, observe le *N. tabacum* et le *N. rustica* dont il désigne l'inflorescence sous le terme de « cyme paniculée ». Récemment, Th. H. Goodspeed (1954) étudie le genre *Nicotiana* et donne la description des 60 espèces qui le constituent. L'inflorescence est désignée sous le terme de « panicule » ; mais les précisions morphologiques manquent. Ses considérations sur l'inflorescence des *Nicotiana* sont d'autre part d'ordre purement phylogénique.

D'autres auteurs se sont intéressés à l'inflorescence des *Nicotiana* : ainsi R. Wagner (1907) donne une description de la cyme du *N. tabacum* ; S. Danert (1958), qui étudie un certain nombre de Solanées, observe une

douzaine de *Nicotiana* parmi lesquels le *N. glutinosa,* le *tabacum* et le *N. rustica* (v. *pumila*) ; exception faite de quelques observations sous la loupe, l'essentiel de son travail porte sur la structure des inflorescences adultes et ses considérations sont surtout phylogéniques.

A. Fardy, D. Schwartz et J. Cuzin (1950, 1953) sont les premiers à avoir abordé l'étude ontogénique de ce genre à propos du *N. tabacum.* Après avoir étudié la phase végétative durant laquelle ils notent la présence d'un anneau initial, ils suivent et décrivent la transformation du point végétatif en méristème d'inflorescence (voir plus loin). L. J. Crockett (1957) à la suite d'études expérimentales (action des radiations ionisantes) a également montré l'existence d'un anneau initial chez le *N. tabacum.*

Remarque : L'historique concernant les phénomènes de réversion, dont nous avons annoncé l'étude, a été reporté au chapitre consacré à cette question.

METHODES ET TECHNIQUES

Nous indiquerons brièvement les méthodes, devenues classiques, utilisées pour l'étude des méristèmes et que l'on pourra trouver exposées dans les thèses de R. Buvat (1944-1945), H. Camefort (1956), A. Lance (1957 b). On pourra également consulter l'ouvrage de Lison (1960).

Les fixateurs utilisés ont été le mélange de Navachine pour l'étude histologique, le mélange de Regaud pour l'étude cytologique. Les colorations étaient effectuées à l'aide de l'hématoxyline de Regaud et, pour l'étude du noyau, de la réaction de Feulgen.

La méthode de Brachet, après fixation des échantillons au mélange alcool-formol-acide acétique, a été souvent employée pour la détection de l'acide ribonucléique. On pourra trouver sa description dans la thèse de H. Camefort (1956) qui, le premier, l'appliqua aux végétaux en 1954.

La recherche de l'amidon a été effectuée en utilisant la méthode de Guilliermond. Le procédé de Mac Manus, dont l'utilisation pour la coloration de l'amidon nous a été suggérée par H. Camefort, a été également employé. La coloration obtenue, ayant l'avantage de persister, permettait un mordançage ultérieur à l'alun de fer et la coloration à l'hématoxyline des autres constituants cellulaires.

Chaque échantillon, *après* fixation et rinçage, mais avant déshydratation, a été disséqué et dessiné sous la loupe binoculaire. Ceci permettait

de noter avec précision le stade de développement de chaque apex étudié ; le repérage des feuilles, bractées ou fleurs rendait plus sûre, ensuite, l'interprétation des coupes longitudinales.

Les coupes ont été exécutées à 5 μ pour l'étude histologique, à 2 μ ou 2,5 μ pour l'étude cytologique.

PREMIERE PARTIE

MORPHOLOGIE, ONTOGENIE DU *NICOTIANA GLUTINOSA* L.

ETUDE DE L'INFLORESCENCE : CYME UNIPARE SCORPIOÏDE

Chapitre I

MORPHOLOGIE GENERALE

Le *Nicotiana glutinosa* est une espèce originaire du Pérou qui atteint en général, en France, de 1 à 1 m 30 de hauteur. Les feuilles, petites et cordiformes, au nombre de 25 à 35, sont disposées le long d'un axe principal court qui se prolonge par une longue inflorescence (Pl. I, fig. 1, *I*). Plusieurs axes latéraux secondaires souvent très importants, également terminés par une inflorescence, se développent précocement, ceux-ci pouvant se ramifier à leur tour. De sorte que dans des conditions de culture favorables (en jardin et en pleine terre) le *N. glutinosa* prend très tôt un aspect buissonnant.

Au contraire dans les conditions de culture peu favorables à un bon développement (cultures en pots) la plante ne dépasse guère 30 cm de hauteur et ne se ramifie pas : une seule inflorescence se développe.

L'inflorescence du *N. glutinosa* a été désignée par Goodspeed (1954) sous le terme de « fausse grappe ». Constituée d'un axe unique prolongeant l'axe principal végétatif (sur lequel les feuilles, alternes, peuvent être réparties suivant deux hélices), elle porte d'un côté les fleurs, de l'autre les bractées (fig. 1, A, et Pl. I, fig. 2 a et 2 b). Ces fleurs sont réparties sur deux orthostiques, chacune d'elles réunissant respectivement les fleurs de numéros pairs : 2, 4, 6, etc... et les fleurs de numéros impairs : 1, 3, 5, etc... Les bractées, dont la taille se réduit rapidement du bas vers le haut de l'inflorescence, sont également réparties sur deux autres orthostiques β_2, β_4, β_6, etc... et β_1, β_3, β_5, etc... (On peut remarquer que les bractées ne sont pas situées, en général, au même niveau que les fleurs de même numéro d'ordre). Alors que les orthostiques florales sont contiguës entre elles, les deux orthostiques bractéales sont séparées l'une de l'autre, sur les pieds bien développés, par un étroit secteur dépourvu d'appendices. L'extrémité de l'axe se recourbe en crosse, les fleurs étant situées sur la partie convexe, les bractées sur la partie concave. Cette description, conforme à celle de S. Danert (1958), correspond à ce que A. P. de Candolle (1827), puis les frères Bravais (1837) définissent comme une *cyme unipare scorpioïde*, et c'est cette définition qui est adoptée ici.

L'étude ontogénique (J. Bonnand 1961) permet d'expliquer cette structure adulte. Nous aborderons donc dès maintenant l'étude ontogénique de

l'inflorescence, laquelle sera précédée d'une brève étude du point végétatif qui n'offre pas de grandes particularités. Puis, dans les deux chapitres suivants, nous reprendrons l'étude morphologique à propos des variations de structure observées et des anomalies qui présentent un intérêt tout particulier, mais que seule l'étude ontogénique permet d'éclaircir.

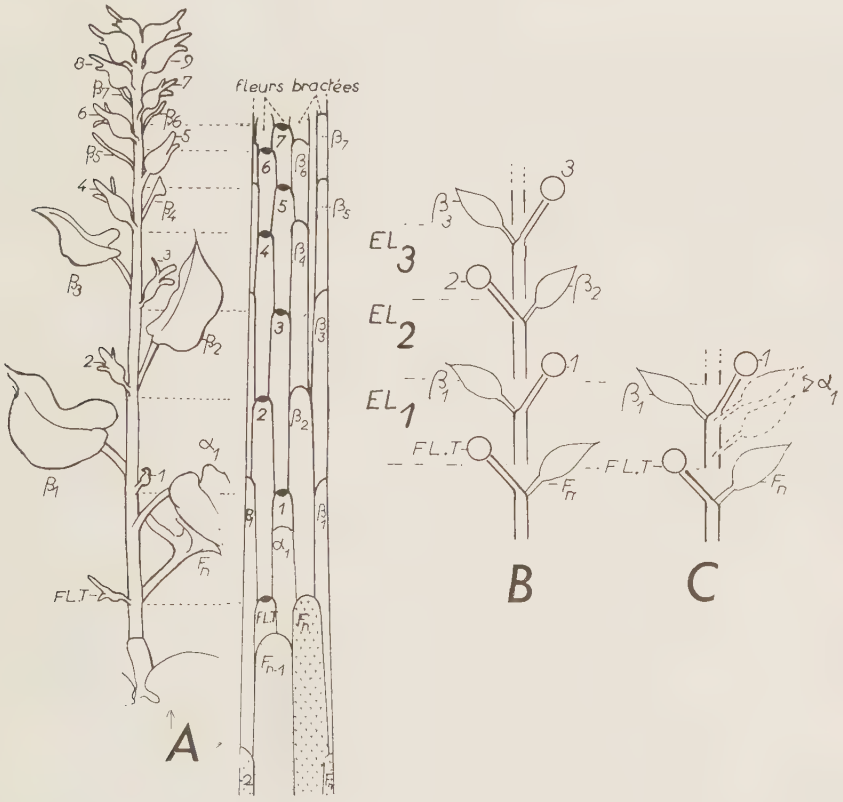


Fig. 1. — Etude de la cyme unipare scorpioïde du *N. glutinosa*.

A — Aspect de l'inflorescence et développement dans un plan. Deux hélices peuvent être tracées jusqu'à la dernière feuille. Les bractées et les fleurs sont réparties sur quatre rangées sensiblement parallèles à l'axe.

B — Schéma théorique explicatif, décomposant la cyme en ses différents éléments El_1, El_2, El_3, etc...

C — Détail de l'élément *1* montrant les positions possibles de la bractée α_1, lorsque celle-ci est présente.

F_n, dernière feuille ; *FL. T.*, fleur terminale ; *1*, *2*, *3*... fleurs successives ; α et β bractées ; *El*, éléments.

Chapitre II

ETUDE ONTOGENIQUE

I. — Phase végétative

Au cours de cette phase, l'apex édifie de 25 à 35 feuilles alternes. Au stade de 7-8 feuilles l'apex, qui figure une aire légèrement convexe, présente une zonation très nette. Des études histologique, histochimique, cytologique, permettent d'y reconnaître trois territoires (Pl. II, fig. 1) : *l'anneau initial a. i.* (L. Plantefol, 1947), siège de l'édification des feuilles, caractérisé par un état méristématique et une activité mitotique (fig. 2, A) plus

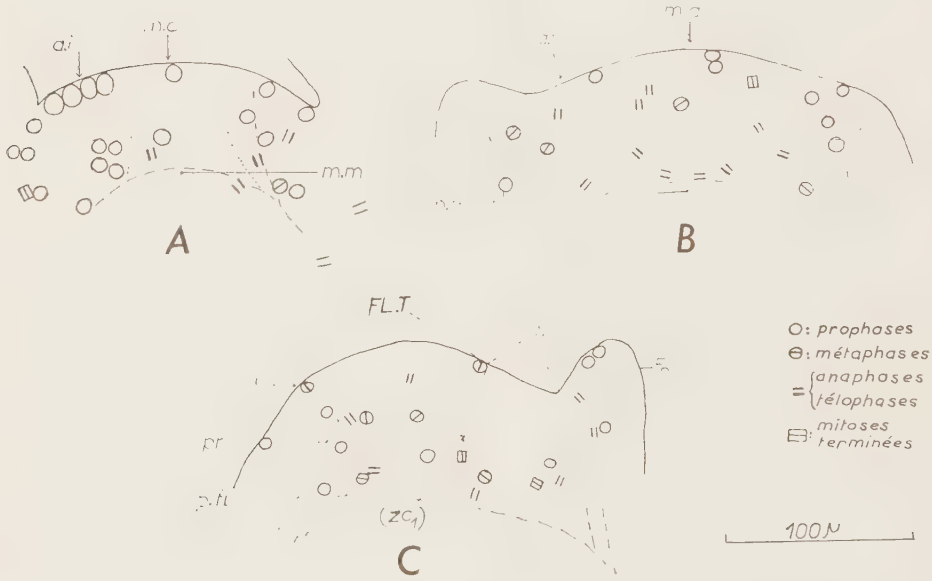


Fig. 2. — Superpositions des relevés de mitoses sur 6 coupes longitudinales axiales d'un même échantillon de *N. glutinosa*.

A — Phase végétative (stade de 7-8 feuilles).

B — Fin de la phase végétative.

a. i., anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire.

C — Passage à la phase inflorescentielle. Début de formation de la fleur terminale *FL. T.* et du premier bourgeon a_1 de la cyme à l'aisselle de la dernière feuille F_n.

zc_1, zone en coquille de a_1 ; S_1, premier sépale ; *pr*, cordon procambial ; *p. fl.*, pédoncule floral.

importants que dans la région centrale. Pour chaque secteur de l'anneau initial, les trois phases (morphogène, de restauration, de repos relatif) définies par G. Bersillon (1951, 1955) peuvent être retrouvées. Le territoire central est le *méristème d'attente m. a.* défini par R. Buvat (1952), il est constitué par la partie axiale de la tunica et du corpus. Sous ces deux territoires se situe le *méristème médullaire m. m.*, formé de cellules alignées longitudinalement qui construit la moelle.

La structure définitive de l'apex végétatif n'est pas réalisée dès l'origine, en effet lors de la germination son organisation est très rudimentaire, il est en particulier dépourvu de corpus, le méristème médullaire étant situé directement sous la tunica. L'absence de corpus au moment de la germination a été observée par R. Buvat chez le *Myosurus minimus* (1952) et après lui par un certain nombre d'auteurs chez diverses espèces (A. M. Catesson, 1953 ; A. Lance, 1954 *a* ; A. Favard, 1954 ; J. Bonnand, 1956 ; J. E. Loiseau, 1959).

C'est assez précocement que se réalise la zonation du point végétatif et c'est à un stade jeune (7-8 feuilles) qu'elle semble être la plus nette. Au fur et à mesure que naissent les feuilles, l'apex ne cesse de s'accroître ; sa taille passe de 60 μ de largeur, lors de la germination, à 190 μ vers la fin de la phase végétative. A ce moment la zonation de l'apex étant très atténuée, l'anneau initial est plus difficilement repérable (Pl. II, fig. 2). L'activité mitotique devient plus importante au niveau du méristème d'attente (fig. 2, B) ; on observe également, à sa base en contact avec le méristème médullaire, une activité mitotique péricline accrue.

II. — Phase inflorescentielle

A. — Le passage a la phase inflorescentielle

Le passage à la phase inflorescentielle est marqué par un bombement plus prononcé de l'apex qui présente maintenant une certaine dissymétrie (Pl. III, fig. 1) : l'axe principal est en effet légèrement déjeté sur le côté, ce déjettement étant provoqué par la formation précoce d'un bourgeon axillaire a_1 à l'aisselle de la dernière feuille F_n.

En coupe longitudinale ce bourgeon se présente sous la forme d'une masse plus claire que le méristème apical, les cellules y étant moins méristématiques. La coloration au vert de méthyle-pyronine, contrôlée au test de Brachet, montre que l'acide ribonucléique s'y trouve en quantité relativement faible, principalement au niveau des deux assises tunicales. Quelques mitoses anticlines commencent à le délimiter sur ses bords, for-

mant le début de la zone en coquille zc_1 (1) (fig. 2, C) ; à l'intérieur du bourgeon, l'activité mitotique est pour le moment très réduite.

L'apex terminal, dont la zonation est très atténuée, commence à se transformer en primordium floral (future fleur terminale *FL. T.*). A gauche sur la figure 2, C, le cordon procambial *pr* est le cordon du premier sépale S_1 qui n'a pas encore émergé. A la base du primordium floral, on peut observer des mitoses périclines qui commencent à édifier le pédoncule floral *p. fl.* de la fleur terminale (voir également Pl. III, fig. 1).

A mesure que s'individualise la fleur terminale (bombement de plus en plus prononcé, naissance du premier sépale) (Pl. III, fig. 2 et 3), la zone du pédoncule *p. fl.* devient plus visible. Le bourgeon axillaire a_1 s'individualise également ; il est bientôt entouré par une zone en coquille zc_1 (mitoses anticlines sur les bords latéraux, obliques et périclines à la partie inférieure du bourgeon), en même temps qu'il commence à se dédifférencier, puis à s'activer. Corrélativement la teneur des cellules en acide ribonucléique augmente.

B. — Evolution du premier bourgeon a_1 de la cyme

a) Le bourgeon a_1 devient rapidement un *volumineux primordium* par suite de mitoses périclines situées dans les assises sous-jacentes aux deux assises superficielles (mais principalement dans les assises profondes) et de mitoses anticlines réparties dans l'ensemble du bourgeon. Il est toujours limité par la zone en coquille zc_1 qui s'épaissit peu à peu (persistance des mitoses à son niveau) en même temps qu'elle se parenchymatise. Cette zone est assez nette sur les coupes faites selon le plan AA' (Pl. III, fig. 4 ; voir l'échantillon correspondant Pl. IV, fig. 5 *bis*). Dans un plan BB' perpendiculaire à AA' (Pl. IV, fig. 5), elle se retrouve mais avec moins de netteté.

Ce bourgeon a_1 se présente d'abord sous la forme d'un primordium *morphologiquement et histologiquement homogène* (Navachine - hématoxyline) : il est uniformément saillant, et en coupe on ne distingue aucune zonation. L'étude cytologique y révèle un *état méristématique uniforme* (fig. 3, A, a_1) ; les nucléoles y sont le plus souvent volumineux (d = 3 à 3,5 μ), les vacuoles minuscules, le chondriome pulvérulent. L'acide ribonucléique y est uniformément réparti (Pl. IV, fig. 5).

b) Après cette phase d'accroissement et tout en continuant encore de s'agrandir, ce bourgeon *s'organise* ; trois zones vont bientôt pouvoir être distinguées (Pl. IV, fig. 6) : deux zones latérales *1* et β_1 d'inégale importance délimitant entre elles une 3e zone a_2 moins méristématique que les

(1) « Schalenartige Zellzone » de Schmidt (1924) ou « shell-zone » des auteurs anglo-saxons : Reeve (1943), E. M. Gifford Jr. (1951)...

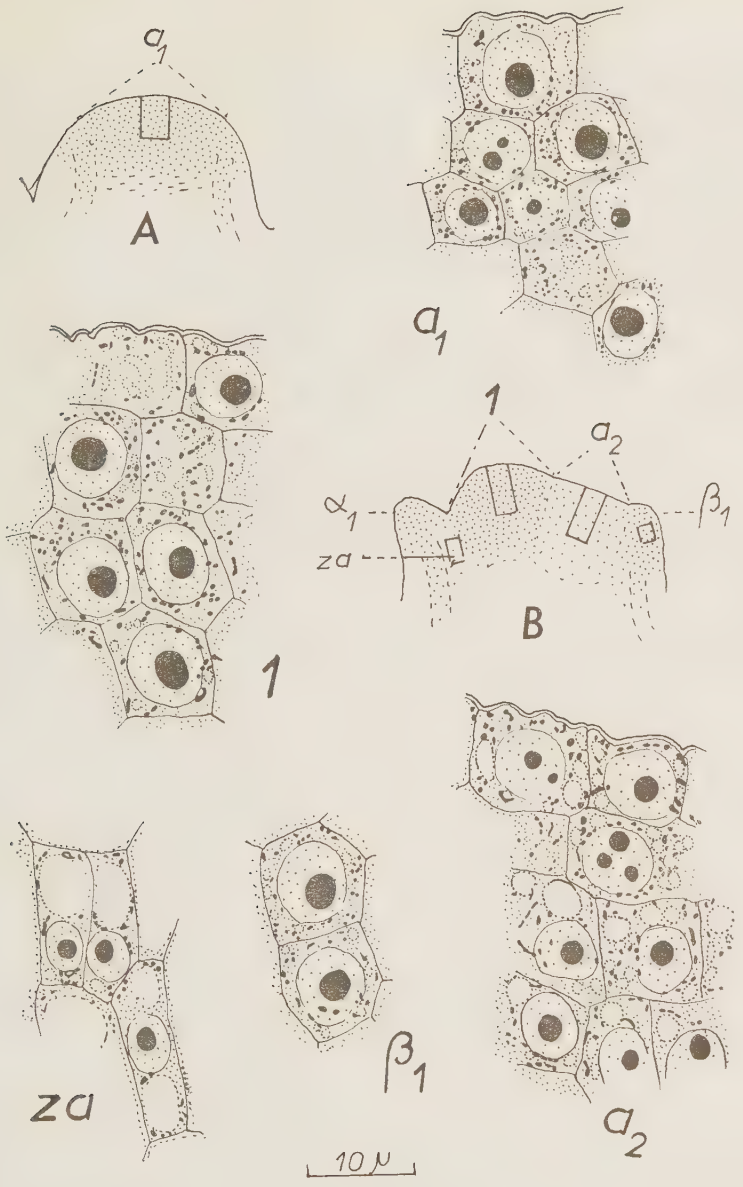


Fig. 3. — Cytologie du premier bourgeon de la cyme du *N. glutinosa*.

A — Schéma du bourgeon avant son entrée en organogenèse (voir également les figures 5 et 5 *bis* pl. IV).

a_1 : étude cytologique du bourgeon schématisé en A.

B — Organisation du bourgeon : formation de la fleur *1*, de la bractée β_1 et de son bourgeon a_2 (stade un peu postérieur à celui représenté fig. 6, pl. IV) ; formation également de α_1 stérile.

1, a_2, β_1 : étude cytologique des territoires schématisés en B. *z. a.* : étude de la zone axillaire de la bractée stérile α_1.

(Regaud, hématoxyline).

précédentes, et prenant naissance par *différenciation* au sein du primordium primitivement homogène a_1. L'observation de la figure 3 (B, *1*, a_2, β_1) représentant l'état cytologique de ces trois régions sur un échantillon un peu plus âgé, montre que le bourgeon a_2 est nettement moins méristématique que le bourgeon a_1 dont il est né et également nettement moins méristématique que les deux régions qui le bordent (vacuoles nombreuses, souvent importantes, nucléoles moins volumineux [d = 2 à 2,5 µ lorsque le nucléole est unique], des mitochondries groupées en chaînettes). *Les mitoses d'autre part y sont très rares.* A ce stade, *la zone en coquille a déjà commencé à s'édifier*, principalement sur les bords latéraux du bourgeon. Le bourgeon bien qu'encore pratiquement inactif, a donc déjà commencé à s'individualiser.

c) Après cette phase de différenciation, le bourgeon a_2 se *dédifférencie* (état méristématique devenu sensiblement identique à celui de *1* et β_1) en même temps que *la zone en coquille* zc_2 s'achève (fig. 4 et Pl. IV, fig. 7 et 7 *bis*). Cette dernière se parenchymatise ensuite lors de *l'activation* du bourgeon qui se bombe peu à peu (Pl. IV, fig. 8 et 8 *bis*). Dans la partie inférieure du bourgeon elle s'estompe précocement par suite de l'allongement qui s'effectue presque aussitôt.

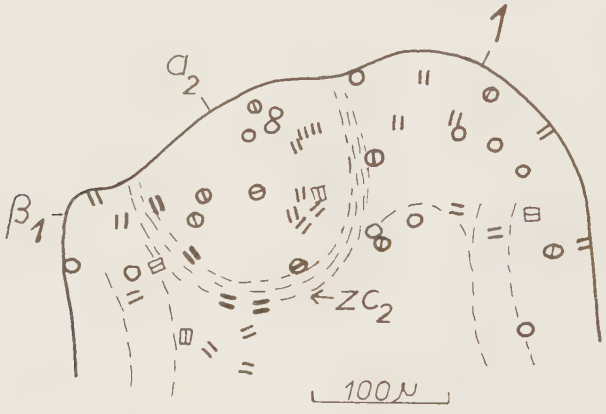


Fig. 4. — Superposition des relevés de mitoses sur 7 coupes longitudinales axiales de l'échantillon représenté fig. 7 et 7 *bis*, pl. IV. Achèvement de la zone en coquille zc_2 et activation de a_2.
1, première fleur de la cyme ; β_1, première bractée fertile ; a_2, deuxième bourgeon.

L'individualisation du bourgeon a_2 est accompagnée de celle de la fleur *1* (bombement, naissance du premier sépale S_1) et de la bractée β_1. Signalons que très souvent se situe sous la fleur *1* une autre bractée α_1 qui

est stérile (Pl. IV, fig. 8 et 8 *bis*). Lorsqu'elle est présente elle est toujours située à un niveau *inférieur* à celui de la bractée β_1 (ceci a son importance dans la définition de la cyme, ainsi que nous le verrons plus loin). A son aisselle les cellules sont très différenciées (fig. 3, B et *za*). Lorsqu'elle est absente on peut souvent distinguer à son emplacement une légère protubérance parenchymatisée (Pl. IV, fig. 6) ; ce fait laisse penser que la bractée α_1 s'est formée, mais qu'elle a rapidement avorté.

Signalons d'autre part que la fleur *1* naît le plus souvent dans la zone du bourgeon a_1 située entre la dernière feuille F_n et l'avant-dernière feuille F_{n-1}, c'est-à-dire dans la portion la plus large du bourgeon, la bractée β_1 naît du côté de F_{n-2} : voir Pl. IV, les figures 5 *bis*, 7 *bis*, 8 *bis* et la coupe transversale figure 5, A (texte) dont la figure 5, B représente le diagramme ; en pointillé sont représentées la future fleur et la future bractée.

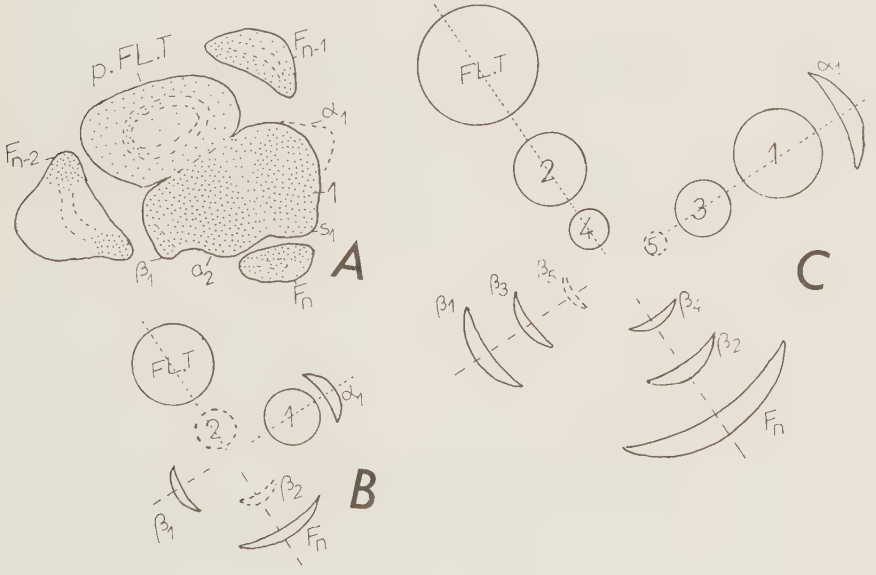


Fig. 5. — A — Coupe transversale d'un apex au moment où la cyme commence à se développer à l'aisselle de la dernière feuille F_n. Formation de la première fleur *1* (S_1, premier sépale), de la première bractée β_1 et de son bourgeon a_1. Présence d'une bractée stérile α_1, inférieure à β_1. *FL. T.*, fleur terminale ; *p.*, pédoncule.

B — Diagramme correspondant à la figure A. En pointillés : la future fleur 2, qui se formera au-dessus de *FL. T.* et la future bractée β_2 qui se formera au-dessus de F_n.

C — Diagramme d'une jeune cyme unipare comportant 4 fleurs. On distingue les deux rangées de fleurs réunies par les pointillés et les deux rangées de bractées réunies par les tirets. Voir également la fig. 1, A.

En résumé, le premier bourgeon a_1 de la cyme, né à l'aisselle de F_n, après une phase d'accroissement au cours de laquelle il présente une structure homogène, se « résout » en trois parties : fleur 1, bractée β_1 et bourgeon a_2, ce dernier prenant naissance par différenciation au sein du bourgeon précédent a_1. a_2 est ensuite rapidement entouré par une zone en coquille zc_2, en même temps qu'il commence à se dédifférencier puis à s'activer.

C. — Evolution du deuxième bourgeon a_2 de la cyme

Dès son individualisation le bourgeon a_2 s'accroît puis s'organise de la même façon que le précédent, mais dans un *plan perpendiculaire* : après une phase d'accroissement au cours de laquelle il présente une structure homogène, il donne une fleur 2, une bractée β_2, délimitant entre elles un troisième territoire a_3 d'abord plus différencié, qui se dédifférencie ensuite et s'active.

La fleur 2 naît au-dessus de la fleur terminale FL. T. (fig. 1, A et Pl. V, fig. 9, 10 et 11) *la bractée β_2 naissant au-dessus de la dernière feuille F_n.* Remarquons sur les figures 10 et 11, Pl. V, que cette fleur 2, lorsqu'elle est encore à l'état de primordium, est haute et étroite, paraissant comprimée contre la fleur terminale *FL. T.* Remarquons également l'apparition précoce (Pl. V, fig. 9) et le développement rapide et important du bourgeon a_3 par rapport à celui de la fleur 2 et de sa bractée β_2 (Pl. V, fig. 10 et 11), apparition et développement plus précoces encore que ceux du bourgeon a_2 (comparer les planches IV et V). *On assiste en effet au fur et à mesure de l'édification de la cyme à une accélération dans la formation et le développement des bourgeons successifs,* de sorte que assez tôt (déjà au niveau de a_2), les trois territoires qui donneront respectivement la fleur, la bractée et son bourgeon sont discernables en même temps : la future fleur (2) (Pl. V, fig. 9) et la future bractée (β_2) se présentant sous une forme plus méristématique que le futur bourgeon (a_3) ; c'est la différenciation localisée dans la zone du bourgeon (a_3) qui permet de mettre en évidence les deux zones latérales restées plus méristématiques ; il faut souligner d'autre part que l'individualisation du bourgeon (début de la zone en coquille) commence *avant* sa dédifférenciation et son activation (ce dernier point sera repris plus en détail à propos du *N. tabacum*). Notons toutefois que la zone en coquille zc_3 est beaucoup moins nette que celle du bourgeon précédent (zc_2), ce fait est probablement en rapport avec l'accélération qui vient d'être notée.

D. — Evolution des bourgeons suivants

Le troisième bourgeon a_3 fonctionne de la même manière que les précédents en donnant une fleur 3, une bractée β_3 axillant un quatrième bour-

geon a_4 dans un plan perpendiculaire à celui du second, mais parallèle à celui du premier bourgeon. *De sorte que la fleur 3 sera située au-dessus de la fleur 1, la bractée* β_3 *au-dessus de la bractée* β_1 (fig. 1, A et Pl. V, fig. 12).

Tous les bourgeons successifs évoluent de la même manière alternativement dans des plans perpendiculaires, chacun donnant une fleur et une bractée axillant un nouveau bourgeon. Ce mode d'évolution est à rapprocher de celui observé par A. Favard (1963) chez les *Drosera intermedia* et *rotundifolia*. L'auteur y étudie tout particulièrement les phénomènes de différenciation et de dédifférenciation dont ces bourgeons, également très précoces, sont le siège. Chez le *Myosotis alpestris* (A. Favard, 1960 *b*), les faits sont également très proches, mais il n'y a pas formation de bractée, de sorte que le bourgeon est partagé non pas en trois, mais en deux parties. Chez le *Symphytum asperrimum*, c'est également en deux parties que se divise chaque bourgeon de la cyme scorpioïde (Warming, 1872).

Le mode de fonctionnement de ces bourgeons peut être schématisé de la façon suivante (fig. 6). En I, il y a accroissement du bourgeon a_x (numéro d'ordre quelconque) et partage en trois éléments : fleur fl_x, bractée β_x et nouveau bourgeon a_{x+1}. En II, il y a accroissement, dans un sens perpendiculaire au précédent, du nouveau bourgeon a_{x+1} puis partage et ainsi de suite. Notons que sur certains bourgeons (souvent le 1er) une bractée stérile α_x peut être présente.

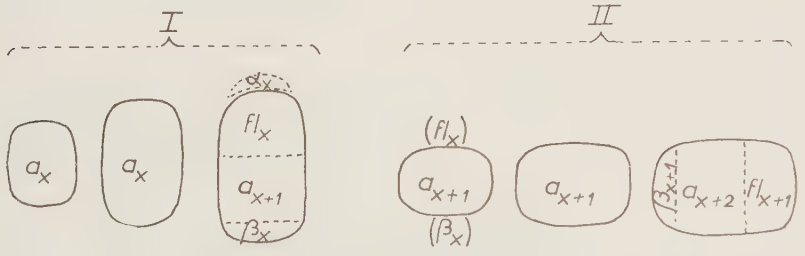


Fig. 6. — Schéma explicatif du fonctionnement des bourgeons de la cyme : accroissement puis partage dans des plans alternativement perpendiculaires.
a, bourgeon ; *fl*, fleur ; α et β, bractées ; *x*, numéro d'ordre quelconque.

Ainsi naissent de 40 à 80 fleurs et bractées qui se disposent sur 4 orthostiques : 2 florales et 2 bractéales. Sur la figure 12, Pl. V, représentant une jeune cyme constituée de 5 fleurs (la cinquième est à l'état de jeune primordium), on commence à distinguer les 2 rangées de fleurs et les 2 rangées de bractées. A l'extrémité de l'inflorescence l'apex a déjà commencé à se recourber en crosse. Ces 4 rangées sont bien visibles sur le diagramme de la figure 5, C : les fleurs sont réunies par des pointillés,

les bractées par des tirets. Pour mieux comprendre ce diagramme il suffit de se représenter un cône à base très élargie figurant l'axe (sympodial) inflorescentiel, cône sur lequel seraient insérées les fleurs et les bractées et que l'on regarderait du dessus. Les organes les plus centraux sont les plus jeunes. Ce diagramme a l'avantage de respecter les positions sur l'axe des organes les uns par rapport aux autres (confronter ce schéma avec le relevé phyllotaxique (fig. 1, A).

Chaque bourgeon donne donc naissance à un élément (El) de la cyme (fig. 1, B) *constitué d'un axe portant latéralement une fleur (qui en réalité est terminale) et une bractée* β *qui est opposée à la fleur et qui axille un bourgeon, lequel donnera naissance aux différents constituants de l'élément suivant.*

E. — Conclusions relatives a l'ontogénie de la cyme unipare scorpioïde

1. — L'inflorescence du *Nicotiana glutinosa,* que ses principales caractéristiques morphologiques permettent de définir classiquement comme une *cyme unipare scorpioïde* est édifiée par une *série de bourgeons* nés les uns des autres ; *elle est donc bien un sympode.*

2. — *Le premier bourgeon* qui est à l'origine de l'inflorescence, *est formé à l'aisselle de la dernière feuille de l'axe principal.* L'inflorescence, bien que située dans le prolongement de l'axe végétatif, est donc en réalité *axillaire.*

3. — Chacun de ces bourgeons, après une phase d'accroissement au cours de laquelle il présente une structure homogène, se « *résout* » en trois parties : fleur, bractée, bourgeon, ce dernier naissant par *différenciation* au sein du précédent et s'isolant par une zone en coquille. Il se dédifférencie ensuite et s'active.

4. — On assiste au cours de l'édification de la cyme à une *accélération dans la naissance et le développement du bourgeon par rapport à la fleur et à la bractée correspondante.* De sorte que, très tôt dans l'ontogénie de la cyme, les trois formations : fleur, bractée, bourgeon, peuvent être considérées comme apparaissant simultanément.

5. — C'est le mode d'activité de ces bourgeons évoluant successivement dans des *plans alternativement perpendiculaires* qui provoque l'alignement des fleurs et des bractées sur quatre rangées.

6. — *Dès sa naissance, chaque fleur « terminale » de chacun des axes composant le sympode* est dans une position *latérale.* Cette position est accentuée précocement par suite du développement très rapide du bourgeon axillaire suivant qui la rejette sur le côté.

7. — La fleur terminale *FL. T.* n'a pas la même origine que les fleurs

suivantes, puisqu'elle correspond à la transformation de l'apex *principal*. Bien que située sur l'une des deux orthostiques florales elle ne peut être considérée comme faisant partie de la cyme dont la nature *axillaire* a été montrée. De même que la dernière feuille F_n, bien que située plus ou moins sur l'une des orthostiques bractéales, n'appartient pas à la cyme (1).

Chapitre III

ETUDE MORPHOLOGIQUE DE L'INFLORESCENCE : STRUCTURE ET VARIATIONS OBSERVEES

L'étude ontogénique permet de mieux comprendre la structure de l'inflorescence et les variations observées. Celles-ci sont nombreuses, nous ne donnerons que les principales.

I. — Les fleurs : Disposition des sépales

Nous examinerons d'abord la fleur terminale, ensuite les fleurs de la cyme.

A) La fleur terminale

Elle possède 5 sépales qui naissent successivement dans l'ordre quinconcial (J.-B. Payer, 1857 b), leur ordre d'apparition et leur disposition permet de tracer 2 hélices : S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4 (fig. 7, B ; voir également les dessins des Pl. IV et V).

Nous avons dit précédemment que les feuilles peuvent être réparties suivant 2 hélices. L'observation de la figure 7, A, montre que F_{n-1} est contiguë (par juxtaposition) au sépale S_1 ; l'hélice foliaire (F_{n-3})-F_{n-1} se prolonge donc au niveau des sépales S_1-S_3-S_5. Mais l'apparition très précoce du volumineux bourgeon a_1 à l'aisselle de F_n (fig. 7, B) rend difficile, sinon impossible, l'évaluation des rapports de contiguïté entre F_n et F_{n-2} d'une part et F_n et S_2 d'autre part.

Une remarque approchante a été faite par A. Favard (1963) à propos du *Drosera rotundifolia*.

Cependant, il est des cas, chez le *N. glutinosa*, où le bourgeon de F_n est tardif et peu développé (il est végétatif, ainsi que nous le

(1) F_n est ontogénétiquement équivalente à b_n des autres espèces (voir plus loin).

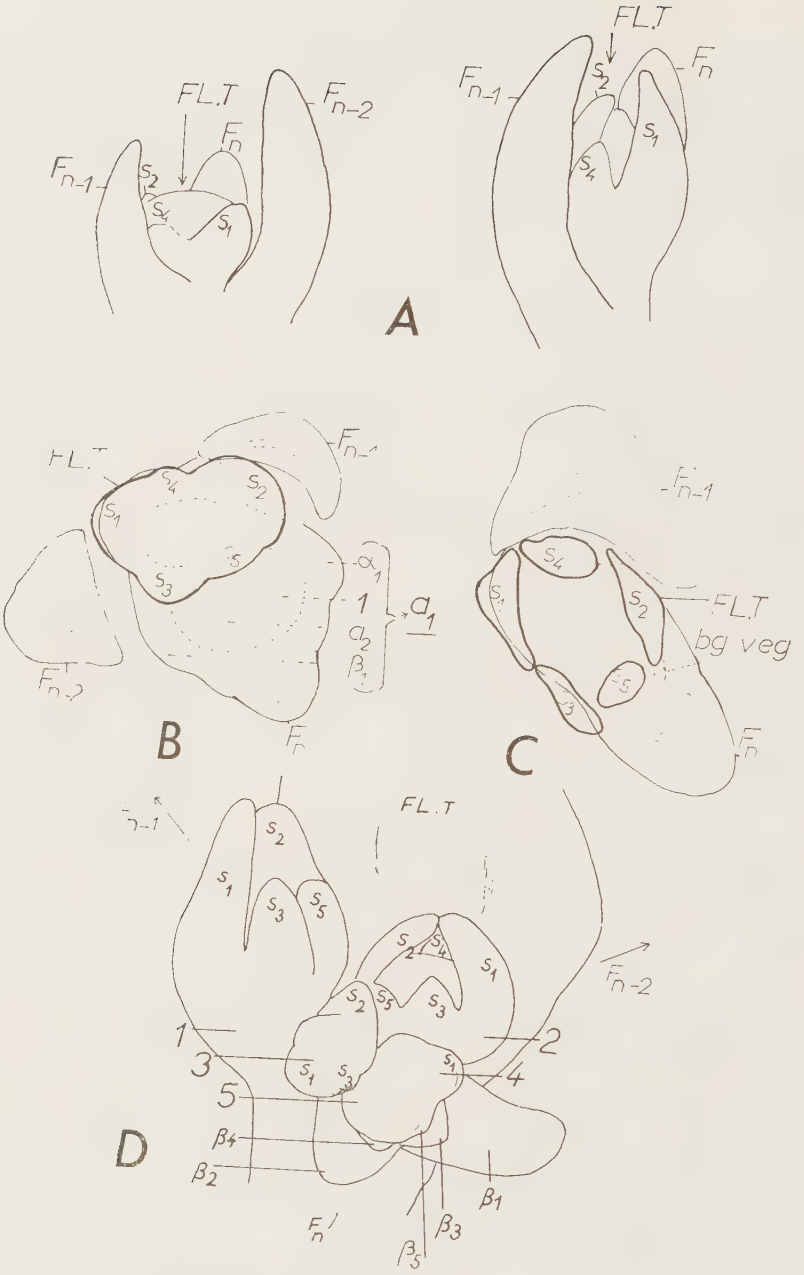


Fig. 7. — Etude de la fleur terminale et des fleurs de la cyme chez le *N. glutinosa*.

A — Dessin, sous la loupe binoculaire, d'une jeune fleur terminale *FL. T.* (2 stades successifs) montrant la contiguité par juxtaposition de l'avant-dernière feuille F_{n-1} et du premier sépale S_1.

B — Superposition de 2 coupes transversales (trait épais et trait fin) au

verrons plus loin) (fig. 7, C, *bg. vég.*), dans ce cas, les 2 hélices foliaires (F_{n-2}) -F_n et (F_{n-3})-F_{n-1} peuvent être respectivement prolongées au niveau des sépales S_2-S_4 et S_1-S_3-S_5 sans aucune difficulté.

B) Les fleurs de la cyme

1° Elles sont identiques à la fleur terminale : leurs 5 sépales qui naissent successivement, peuvent être répartis sur 2 hélices : S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4. Chaque axe floral ne porte le plus souvent, ainsi que nous l'avons vu, qu'une seule bractée β, exception faite pour le premier où α_1 est souvent présente ; comme dans le cas précédent, l'apparition très précoce d'un volumineux bourgeon à l'aisselle de β rend difficile l'évaluation des rapports de contiguïté entre β et S_2 (Pl. V, fig. 10 *bis* et 11 *bis*). Par contre, lorsqu'une bractée stérile α est présente (mêmes figures), il est possible de tracer une hélice qui part de α et se prolonge par S_1-S_3-S_5.

2° D'autre part, si l'on considère une jeune cyme (voir Pl. V, fig. 12) on peut constater que les *sépales des fleurs successives ont leurs hélices qui s'enroulent alternativement en sens contraire* (antidromie, Schimper et Braun, 1835 ; L. et A. Bravais, 1837).

Ainsi dans le cas présent, les hélices sépalaires de la fleur terminale *Fl. T.* sont dextres comme les hélices foliaires, celles de la fleur *1* sont senestres, celles de la fleur 2 sont dextres comme celles de la fleur terminale, celles de la fleur *3* sont senestres, etc..., *de sorte que toutes les fleurs d'une même rangée ont leurs hélices sépalaires enroulées dans le même sens.*

Sur la cyme scorpioïde du *N. glutinosa* (et des Solanées en général (1)),

(1) Chez toutes les Solanées, la cyme est de type « descendant » (voir plus loin) ; les fleurs y ont un sens d'enroulement des sépales bien déterminé (L. et A. Bravais, 1837).

---

niveau d'une jeune fleur terminale *FL. T.* et des dernières feuilles F_n, F_{n-1} et F_{n-2} montrant la position respective de ces dernières et des sépales de la fleur terminale. F_n axille un volumineux bourgeon α_1 (qui a commencé à s'organiser en cyme) qui rend difficile l'évaluation des rapports de contiguïté entre F_n et les feuilles sous-jacentes d'une part et entre F_n et les sépales d'autre part.

α_1 et β_1, 1res bractées ; *1*, 1re fleur de la cyme ; α_2, second bourgeon de la cyme ; *S*, sépale.

C — Superposition de 2 coupes transversales (trait épais et trait fin) faites au niveau d'une jeune fleur terminale *FL. T.* et des dernières feuilles F_n et F_{n-1}. F_n axille ici un bourgeon (végétatif) réduit *bg. vég.* Les hélices foliaires peuvent être prolongées sans difficulté au niveau des sépales (contiguïté entre F_n et S_2 et entre F_{n-1} et S_1).

D — Dessin d'une jeune cyme comportant 5 fleurs *1* à 5, les hélices sépalaires des fleurs de la rangée de droite sont senestres, celles des fleurs de la rangée de gauche sont dextres (voir explication dans le texte). β, bractées (cette figure correspond à la fig. 12, Pl. V, retournée).

les hélices sont *dextres* sur les fleurs de la rangée de *gauche* et *senestres* sur les fleurs de la rangée de *droite* pour un observateur qui regarde l'inflorescence *côté bractées vers lui* (cas correspondant à celui de la figure 12, Pl. V).

Remarques :

1. — On pourra noter que si les hélices foliaires et par suite les hélices sépalaires de la fleur terminale sont senestres (cas inverse du précédent), le sens des hélices sur les fleurs successives, *1, 2, 3...* sera interverti (fig. 7, D), mais la position de ces fleurs étant également intervertie, les fleurs de la rangée de *gauche* seront toujours *dextres,* et celles de la rangée de *droite* seront toujours *senestres.*

2. — L'antidromie des éléments successifs de la cyme unipare scorpioïde (2) est déterminée par la position de β qui occupe sur chaque élément la position inverse de celle qu'elle occupait sur l'élément précédent. Ainsi sur la figure 12, Pl. V, par exemple, elle est alternativement à droite et à gauche de l'observateur qui se place parallèlement au plan passant par la fleur et la bractée de même numéro d'ordre (la bractée mère étant par exemple toujours tournée vers lui).

II. — Positions diverses des fleurs et des bractées sur l'axe inflorescentiel

Nous avons déjà signalé que, sur l'inflorescence adulte, les bractées se trouvent en général plus ou moins décalées (dans le sens longitudinal) par rapport aux fleurs de même numéro d'ordre. L'étude ontogénique montre qu'elles se forment pourtant en même temps et au même niveau : il y a donc eu « déplacement » ; ces déplacements sont variables.

Ainsi, par exemple, la bractée β_1 peut paraître « emportée » sur son axe axillaire (l'élément 2) et se trouver située à un niveau supérieur à celui de la fleur *1* correspondante (fig. 1, A, comparer avec le schéma théorique fig. 1, B). Ou ce peut être la fleur *1* qui, déplacée, se trouve située à un niveau supérieur à celui de β_1 (Pl. I, fig. 2 a). Il en est ainsi pour toutes les autres fleurs et bractées de la cyme.

De même la fleur terminale *FL. T.* qui a été formée pratiquement au même niveau que F_n, peut se trouver « emportée » au-dessus d'elle (Pl. I, fig. 2 a). Ce déplacement cependant n'est pas constant : sur la fig. 1, A, *FL. T.* et F_n ont conservé leur position normale.

Lorsque la bractée stérile α_1 est présente, la distance qui la sépare de

(2) Des exceptions cependant peuvent être rencontrées, 2 fleurs consécutives pouvant être homodromes (cf. A. Favard, 1958).

la fleur *1* correspondante, peut être plus ou moins importante (fig. 1, A et C). Dans de rares cas, il n'y a pas de déplacement, la bractée est alors située sous l'insertion de la fleur qui paraît être axillaire de la bractée (fig. 1, C).

Cependant ces faits ne peuvent être une cause d'erreur dans l'interprétation de la cyme, *lorsque l'ontogénie est connue.* En effet, *ces déplacements ayant toujours lieu dans le sens longitudinal, les rapports de position latérale des fleurs et des bractées ne sont pas modifiés.* Ainsi par exemple, α_1 (fig. 1, A et C), quelle que soit l'importance de son déplacement, sera toujours située sur la même orthostique que la fleur *1*, comme le montre l'étude ontogénique, et ne pourra être interprétée comme une feuille, même lorsqu'elle axille, ainsi que nous le verrons plus loin, un bourgeon ou un rameau végétatif. De même la fleur *1*, que cette dernière soit déplacée ou non, sera toujours située sur l'orthostique réunissant les fleurs de numéros impairs, etc...

Les causes de ces déplacements, qui nécessiteraient une étude approfondie, ne peuvent être envisagées ici. Elles ont fait l'objet de diverses interprétations : *soudure* (A. P. de Candolle, 1827 ; L. et A. Bravais, 1837 ; P. Duchartre, 1867, 1885), *concrescence congénitale* (J.-B. Payer, 1857 a ; W. Troll, 1937), *croissance intercalaire* (F. Bugnon, 1951 b, 1955, 1959). Pour simplifier l'exposé, nous ne tiendrons pas compte de ces déplacements dans les schémas qui suivront.

III. — Transformation de la cyme unipare en cyme bipare et inversement

A. — La bractée α_1, dont la présence à l'état stérile est fréquente (fig. 8, A), peut être fertile ; elle axille alors comme β_1 une cyme unipare (fig. 8, B) (J. Bonnand, 1960). L'inflorescence est donc une cyme bipare (en *1*), puis unipare. Dans de rares cas la *fleur centrale 1* de la cyme bipare ne se forme pas (observations faites à la loupe sur de très jeunes échantillons) (cf. Gœbel, 1928 ; Bugnon, 1951 a) ; sur la plante adulte les deux branches simulent une dichotomie. Souvent aussi cette fleur centrale tombe précocement ainsi que les 5 ou 10 fleurs suivantes, mais l'insertion florale reste alors toujours bien visible sur l'axe.

B. — La cyme d'abord unipare devient bipare à un niveau variable (fig. 8, C), ici en 7 par suite de l'adjonction sous la fleur 7 d'une bractée α_7 fertile (1). Les schémas de la figure 9, A, qui décomposent la cyme

(1) Notons que des bractées α *stériles* peuvent également se former à des niveaux variables de la cyme, mais particulièrement vers sa *base.* Leur présence peut être interprétée comme signe d'un état floral peu accentué (voir plus loin).

Fig. 8. — Etude morphologique relative aux variations de structure observées au niveau de l'inflorescence du *N. glutinosa*.

A à D — Variations observées dans la structure de la cyme axillaire : transformation de la cyme unipare en cyme bipare et inversement.

en ses divers éléments (*EL*), montrent que de *1* à *6* la cyme évolue suivant le mode *unipare* c'est-à-dire qu'il ne se forme sur chaque élément *qu'une seule bractée fertile* β. Mais au niveau de l'élément 7, il y a adjonction d'une bractée fertile α_7 située *sous* la fleur 7 (sur la même orthostique que la fleur) et à un niveau inférieur à celui de la bractée opposée β_7, normalement fertile ; il y a donc ici *deux bractées fertiles* : la cyme à ce niveau est *bipare*. Lorsque le bourgeon de α a un développement réduit, la fleur garde sa position latérale (fig. 9, A) ; lorsque les deux bourgeons sont d'une importance sensiblement égale la fleur prend une position centrale (fig. 9, B). Chaque branche de la cyme se poursuit ensuite suivant le mode unipare.

La cyme peut être bipare une fois, ou plusieurs fois (fig. 8, D).

Remarque. — Lorsque la cyme unipare devient bipare, c'est toujours par suite de l'*adjonction d'une bractée inférieure* α fertile, dont le bourgeon a souvent un développement moindre que celui de la bractée supérieure β (fig. 9, C). Inversement, lorsque la cyme, bipare à un niveau donné, redevient ensuite unipare, c'est toujours par suite de l'avortement *du bourgeon inférieur*. Autrement dit *c'est toujours la bractée supérieure* β *qui est fertile*. Ce type de cyme correspond à ce que L. et A. Bravais (1837) désignent sous le terme de « *cyme descendante* ».

Ce type de cyme doit être comparé à un autre, plus rare semble-t-il, et dit « *cyme ascendante* » (fig. 9, D). Dans ce cas c'est toujours la branche inférieure qui est la plus développée ; des exemples en sont donnés par G. Bersillon (1958 *a*) à propos de l'*Aquilegia vulgaris* et par A. Favard (1958 et 1963) à propos du *Drosera intermedia* ; chez cette dernière espèce l'auteur observe également des transformations de cymes unipares en cymes bipares et inversement ; dans ce cas c'est toujours le bourgeon *supérieur* qui est surajoutée ou qui avorte, *la bractée inférieure* α *étant toujours fertile*.

IV. — Nombre de bourgeons de l'axe principal évoluant directement en cymes

Dans tous les cas rencontrés jusqu'à présent, seul le bourgeon de la dernière feuille F_n évoluait directement en inflorescence, les bourgeons

---

E à H — Réversions et « tendances végétatives » au niveau de la cyme axillaire : transformation de la cyme en rameau végétatif (E, cyme unipare ; F, cyme bipare) et formation de rameau végétatif à l'aisselle de α_1 (G) ou β_9 (H).

I à M — Variations observées dans le mode d'évolution des bourgeons de l'axe principal (voir texte).

En noir, feuilles axillant un bourgeon ou un rameau végétatif ; en grisé, feuilles axillant une cyme ; en blanc, bractées de la cyme.

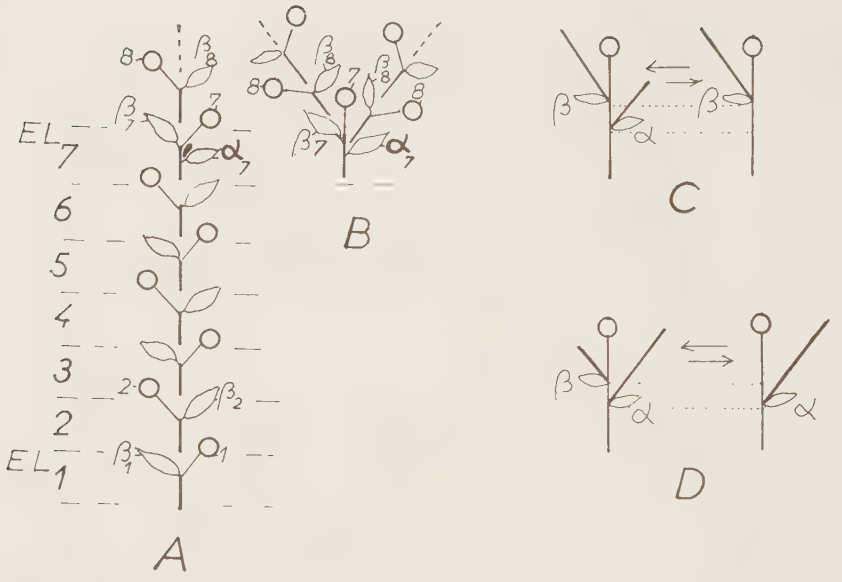


Fig. 9. — A et B — Schémas expliquant la transformation de la cyme unipare en cyme bipare au niveau de l'élément 7, par suite de l'adjonction d'une bractée α_7 fertile. En A, le bourgeon de α_7 est réduit, la fleur 7 garde une position latérale. En B, le bourgeon de α_7 donne une branche bien développée, la fleur 7 prend une position centrale.

C — Schéma de la cyme « descendante » : la branche inférieure (α) de la cyme bipare est la moins développée. La transformation de la cyme bipare en cyme unipare ou inversement se fait par suite de l'avortement ou de l'adjonction de la branche *inférieure.*

D — Schéma de la cyme « ascendante » : la branche inférieure (α) de la cyme bipare est la plus développée. La transformation de la cyme bipare en cyme unipare ou inversement se fait par suite de l'avortement ou de l'adjonction de la branche *supérieure.*

sous-jacents de F_{n-1} et F_{n-2}, etc... pouvant évoluer en cyme mais en passant d'abord par une phase végétative (la longueur de cette phase végétative est d'autant plus grande que les bourgeons sont situés plus bas). Cependant dans un certain nombre de cas, notamment sur les individus bien développés, F_{n-1}, F_{n-2} peuvent axiller des bourgeons évoluant directement en cymes (unipares ou bipares) (fig. 8, I, J).

L'ordre dans lequel se développent ces bourgeons est variable, mais souvent les deux derniers (F_n et F_{n-1}) se développent sensiblement en même temps ; celui de F_{n-2} avec un certain retard.

Enfin d'autres modifications affectent la cyme, modifications très profondes cette fois puisqu'elles aboutissent *à un arrêt dans la formation des fleurs et des bractées pour faire place à un fonctionnement végétatif*

(fig. 8, E). Nous abordons alors le problème des *réversions* d'une phase inflorescentielle à une phase végétative. Ce point plus important fera l'objet du chapitre suivant.

Chapitre IV

REVERSION D'UNE PHASE INFLORESCENTIELLE A UNE PHASE VEGETATIVE

Normalement la plante une fois engagée dans la phase inflorescentielle continue à former des bractées et des fleurs jusqu'à sa mort. Cependant il n'en est pas toujours ainsi ; en effet, dans un certain nombre de cas, nous avons observé dans le prolongement de la cyme un axe ne portant que des feuilles (J. Diomaiuto-Bonnand 1962, 1964 d).

I. — Etude d'un cas

La figure 3, Pl. I, montre l'aspect de l'un de ces pieds : dans la moitié inférieure on voit quatre fleurs (indiquées par les flèches) et six bractées α et β bien développées (aspect de feuilles) ; dans la moitié supérieure l'axe ne porte que des feuilles. Au sommet on distingue une jeune inflorescence en bouton (*J. infl.*).

Le développement dans un plan de ce même pied à un stade plus âgé (fig. 10, A) montre quatre portions bien distinctes qui sont de bas en haut :

a) une portion végétative dont les feuilles, en disposition alterne, sont distribuées suivant deux hélices (portion non visible sur la photographie) ;

b) une portion inflorescentielle portant quatre fleurs : *FL. T., 1, 2* et *3* (au-dessous des fleurs *1, 2* et *3* se trouve une bractée stérile α) réparties sur deux orthostiques et trois bractées β_1 à β_3 réparties sur deux autres orthostiques ;

c) une portion végétative portant 16 feuilles en disposition alterne et réparties suivant deux hélices ;

d) une portion inflorescentielle portant x fleurs et bractées réparties sur quatre orthostiques (deux florales et deux bractéales).

De *a* à *b*, on assiste à un passage normal de la phase végétative à la phase inflorescentielle. Cette dernière se déroule d'abord normalement, mais au niveau de la fleur *3* le fonctionnement inflorescentiel s'arrête. Entre cette fleur et la bractée β_3, le nouveau bourgeon, au lieu de donner

Fig. 10. — Etude des réversions chez le *N. glutinosa*.

A — Développement dans un plan de l'axe d'une inflorescence ayant subi une réversion après avoir formé 4 fleurs (fleur terminale *FL. T.* + 3 fleurs) (voir la photographie de l'échantillon correspondant Pl. I, fig. 3, à un stade plus jeune). *a* et *c*, portions végétatives ; *b* et *d*, portions inflorescentielles (voir explication dans le texte).

On peut observer que les hélices foliaires sur la portion *a* sont *dextres*. Il en est donc de même des hélices sépalaires de la fleur

naissance à une fleur *4* (avec ou sans bractée α_4) et une bractee β_4 (fig. 10, D) édifie des feuilles en position alterne (fig. 10, E). Après formation de 16 feuilles il y a ensuite passage normal de *c* à *d* à une nouvelle phase inflorescentielle.

Il y a donc eu *réversion d'une phase inflorescentielle à une phase végétative*. Il faut souligner ici que l'axe végétatif qui se situe dans le prolongement de la cyme est bien un axe unique, les feuilles étant édifiées successivement par un seul et même méristème. A l'axe *sympodial* de la cyme fait donc suite un axe *monopodial* végétatif portant ici 16 feuilles.

II. — Autres cas observés

Le fonctionnement végétatif ainsi intercalé entre deux phases inflorescentielles peut durer un temps plus ou moins long (3 à 60 feuilles) et peut survenir après une première phase inflorescentielle également d'une durée variable : de 1 à 14 fleurs après la formation de la fleur terminale (ou immédiatement après la formation de la fleur terminale : réversion au niveau du premier bourgeon. Voir plus loin, paragraphe IV).

La figure 10, B montre un axe végétatif *c* portant 45 feuilles au-dessus d'une portion inflorescentielle *b* portant 6 fleurs (*FL. T.* + *1* à *5*). La figure 11, A, représentant un jeune échantillon étudié sous la loupe binoculaire, montre entre la fleur *2* et la bractée β_2 un petit bourgeon végétatif qui a formé 5 feuilles : F_1 à F_5. Sur la figure 11, B, le bourgeon entre la fleur *3* et la bractée β_3 a formé 3 feuilles : F_1, F_2 et F_3.

C'est vers la *base de la cyme* que les réversions surviennent le plus fréquemment. Sur 46 pieds anormaux appartenant à des lots cultivés en *jour naturel*, le nombre de réversions observées en fonction du niveau de l'inflorescence (indiqué par le numéro du bourgeon : n° bg) a été le suivant :

n° bg	1	2 à 5	6 à 10	11 à 15	n° > 15
Nombre de réversions	21	12	10	3	0

terminale *FL. T.* et des fleurs situées sur la même orthostique (explication dans le texte). Les hélices foliaires sur la portion *c* sont *dextres* comme l'auraient été les hélices sépalaires de la fleur 4 qui se serait formée s'il n'y avait pas eu réversion.

B — Réversion après la formation de la fleur terminale *FL. T.* et de 5 fleurs.

C et C' — Aspect et développement dans un plan d'une inflorescence présentant deux passages anormaux à une phase végétative (de *b* à *c* et de *d* à *e*).

D et E — Diagrammes explicatifs des faits observés sur l'échantillon de la figure A.

F, feuille ; *FL. T.*, fleur terminale ; *1*, *2*, *3*... fleurs de la cyme ; α et β, bractées.

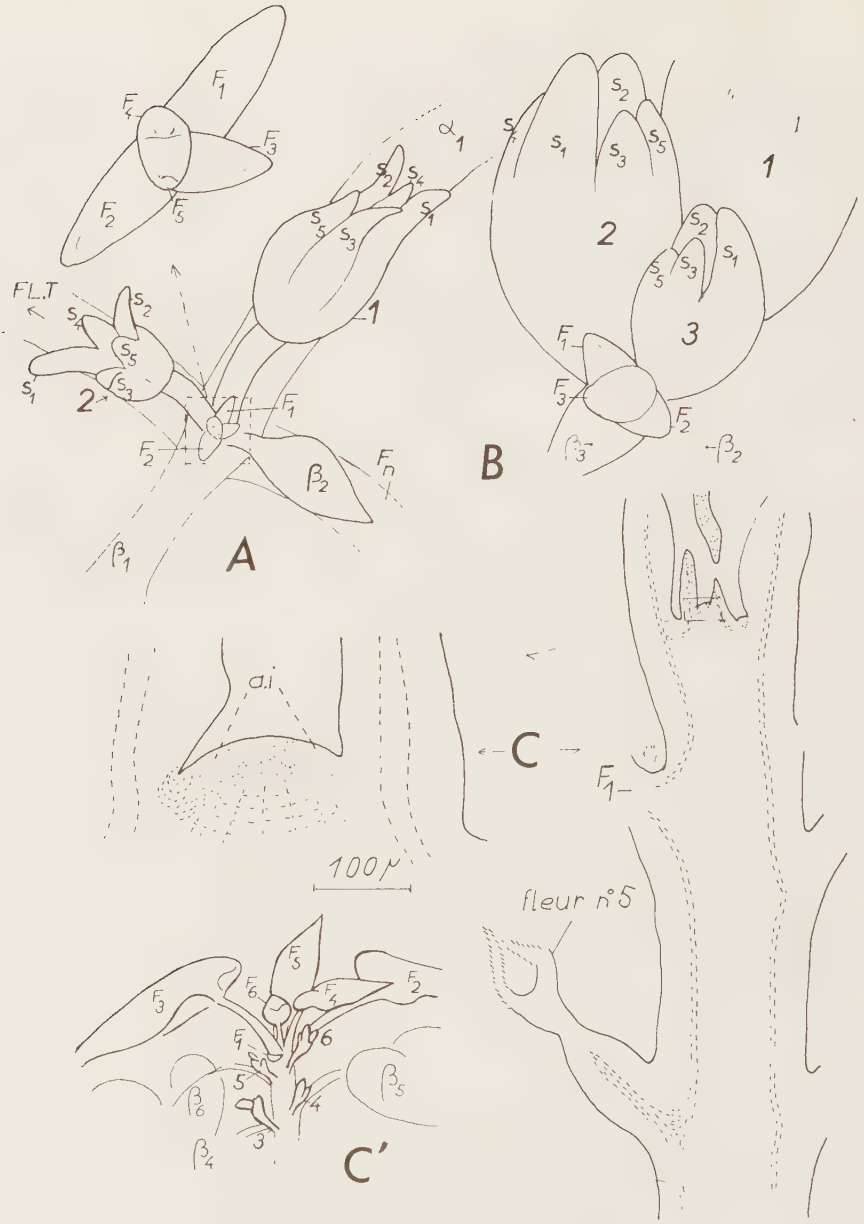


Fig. 11. — Etude des réversions chez le *N. glutinosa*.

A — Formation d'un bourgeon végétatif comportant 5 feuilles (F_1 à F_5) entre la fleur 2 et la bractée β_2 ; en haut, le bourgeon vu à plus fort grossissement. Le sens des 2 hélices foliaires (F_1-F_3-F_5 et F_2-F_4) du bourgeon est identique à celui des 2 hélices sépalaires de la fleur *1* (senestre) et par conséquent à celui des hélices sépalaires de la fleur 3 qui se serait formée s'il n'y avait pas eu réversion.

B — Formation d'un bourgeon végétatif comportant 3 feuilles (F_1 à F_3) entre la fleur 3 et la bractée β_3. Le sens des hélices foliaires (F_1-F_3)

D'autre part si, dans tous les cas précédemment décrits, il s'agit de réversions survenues sur la cyme *unipare*, des réversions sur la cyme *bipare* peuvent également être rencontrées (fig. 8, F) : à une phase inflorescentielle de longueur sensiblement identique sur les deux branches de la cyme se substitue une phase végétative.

L'étude ontogénique du passage de l'état inflorescentiel à l'état végétatif (initiation du bourgeon végétatif sur la cyme) est impossible à réaliser étant donné l'aspect fortuit du phénomène ; mais des coupes faites dans des apex lorsque la phase végétative est installée montrent la *structure et la zonation caractéristiques des points végétatifs*. Ainsi la figure 11, C, représentant une coupe dans un apex ayant édifié 8 feuilles après qu'il y ait eu formation de 6 fleurs (voir l'échantillon correspondant figure 11, C') montre *l'anneau initial a. i.* (voir également Pl. VI, fig. 1). A l'aisselle des feuilles se trouvent des bourgeons végétatifs pouvant ultérieurement donner naissance à des rameaux latéraux.

Un fait important doit être souligné ici : la disposition des feuilles qui suivent l'inflorescence n'est pas arbitraire. En effet, dans la majorité des cas, la première feuille F_1 se forme au-dessus de l'avant-dernière fleur (voir fig. 10, *A*, *B*, *E* et les dessins de la fig. 11), la deuxième feuille F_2 au-dessus de l'avant-dernière bractée. *Autrement dit, la première feuille se forme là où aurait dû se former la bractée* α, *la deuxième là où aurait dû se former la bractée* β (fig. 10, *D* et *E*). *Ces deux premières feuilles constituent les points de départ de deux hélices foliaires qui ont un sens identique à celui des hélices sépalaires de la fleur qui se serait formée s'il n'y avait pas eu réversion.* Nous avons vu que les hélices sépalaires des fleurs successives de la cyme sont alternativement enroulées en sens contraire (fleurs antidromes) ; si l'on observe par exemple la fig. 11, A on voit que les hélices sépalaires de la fleur 2 (S_1-S_3-S_5 et S_5-S_4) sont dextres ; celles de la fleur *3*, si elle s'était formée, auraient dû être par conséquent senestres comme celles de la fleur *1* ; or on voit que les deux hélices réunissant respecti-

---

et (F_5-(F_1)) du bourgeon est identique à celui des hélices sépalaires de la fleur 2 (dextre) et par conséquent à celui des hélices sépalaires de la fleur *4* qui aurait dû se former.

C — Coupe longitudinale dans le sommet d'une jeune inflorescence ayant donné 6 fleurs après la formation de la fleur terminale et se terminant par un bourgeon végétatif (voir la coupe correspondante Pl. VI, fig. 1). Voir le dessin de l'échantillon fig. C'.

On peut observer que la première feuille F_1 se forme au-dessus de l'avant-dernière fleur, c'est-à-dire là où aurait dû se former la bractée α_1.

F, feuille ; *FL. T.*, fleur terminale ; *1*, *2*, *3*... fleurs successives ; α et β, bractées ; *a. i.*, anneau initial.

vement les feuilles F_1-F_3-F_5 et F_2-F_4 du bourgeon végétatif sont bien senestres (1).

Ce fait peut être vérifié sur l'échantillon de la fig. 11, B et sur ceux dont le développement dans un plan sont représentés figure 10 (pour connaître le sens des hélices sépalaires des fleurs successives, il suffit de regarder celui des hélices foliaires de la portion *a*, on en déduira celui de la fleur terminale *FL. T.* et par conséquent celui de toutes les autres fleurs).

Ces faits peuvent être considérés comme une preuve supplémentaire de la nature foliaire des sépales de la fleur (L. Plantefol, 1948).

Remarque. — On peut noter que lorsque le bourgeon végétatif se forme, les fleurs sous-jacentes sont déjà assez évoluées (fig. 11, A et B, comparer avec une inflorescence normale, Pl. V, figure 12). Ce fait laisse penser qu'il y a probablement un ralentissement du rythme de production des fleurs avant que s'établisse la phase végétative.

III. — Traits communs aux inflorescences faisant l'objet de réversion

Un certain nombre de faits caractérise les inflorescences qui sont l'objet de réversion :

1°) *Les fleurs n'évoluent pas normalement.* En effet seuls les sépales se développent (Pl. I, fig. *5 b* [comparer avec une fleur normale, Pl. I, fig. *5 a*, de même numéro d'ordre prise sur une inflorescence ayant un nombre identique de fleurs]). Les autres parties de la fleur s'atrophient rapidement : la dissection sous la loupe binoculaire montre des pétales sous forme de minuscules languettes adhérant entre elles par leur base (corolle gamopétale) et des étamines également très réduites entourant un ovaire très atrophié, qui ne donnera pas de fruit (nous n'avons pas observé d'ovules sur les échantillons disséqués).

Cependant ce fait ne peut être considéré comme tout à fait général, car il nous a été donné d'observer des réversions au-dessus de régions portant des fleurs normalement développées pouvant donner des fruits.

2°) *Les bractées conservent l'aspect de feuilles* (Pl. I, fig. 3, β). D'autre

(1) Exceptionnellement, le sens des hélices foliaires n'est pas le même que celui des hélices sépalaires de la fleur qui se serait formée si l'on suppose, comme il est normal, cette fleur *antidrome* de la précédente. On ne peut alors savoir s'il y a exception au fait que les hélices foliaires s'enroulent dans le même sens que les hélices sépalaires de la fleur ou si le fonctionnement végétatif s'établit là où une fleur *homodrome* aurait pris naissance (nous avons vu que deux fleurs successives peuvent être, exceptionnellement, homodromes).

part des bractées stériles α, également à aspect de feuilles, sont très souvent rencontrées (1).

3°) Signalons également la présence très fréquente de *bourgeons végétatifs à l'aisselle des bractées α et β*. Une étude approfondie en sera faite dans le paragraphe suivant.

IV. — Faits à rapprocher des phénomènes de réversion

A. — Présence de bourgeons végétatifs sur la cyme

Les divers traits communs qui viennent d'être cités caractérisant les inflorescences faisant l'objet de réversion *peuvent également être observés sur des inflorescences qui,* ne subissant pas de réversion, *continuent à former des fleurs jusqu'à leur mort* (Pl. I, fig. 4). En effet, il arrive *très fréquemment* d'observer de telles inflorescences portant, principalement vers leur base, *des fleurs atrophiées,* dont le calice seul se développe, des *bractées α et β très développées* (2) à aspect de feuilles et, à l'aisselle de ces bractées, des *bourgeons végétatifs.*

Nous étudierons ici les bourgeons végétatifs.

Normalement les bractées de la cyme adulte n'axillent aucun bourgeon autre que celui qui a donné l'élément suivant du sympode (ainsi, rappelons-le, la bractée β_1 par exemple axillait à l'état jeune un bourgeon qui a donné l'élément *2*, la bractée β_2 axillait un bourgeon qui a donné l'élément *3*, etc... ; voir fig. 1, B).

Dans un grand nombre de cas cependant nous avons pu observer des petits bourgeons à l'aisselle de certaines bractées, bourgeons que l'on doit par conséquent considérer comme *surnuméraires* (J. Diomaiuto-Bonnand, 1963) :

1°) *Situation*

Ces bourgeons se situent à des niveaux variables, mais c'est principalement à l'aisselle des bractées les plus basales qu'on les rencontre le plus fréquemment.

On en trouve également un, très fréquemment, à l'aisselle de la *dernière feuille* F_n qui axille la cyme.

(1) Les bractées ne peuvent cependant être confondues avec les feuilles, car ces dernières ont une disposition alterne, tandis que les bractées, quelle que soit leur taille, sont réparties sur deux orthostiques (fig. 1, A).

(2) Notons que si, *en général,* des bractées *développées* accompagnent des fleurs atrophiées et axillent des bourgeons végétatifs, il peut arriver cependant que des bractées *réduites* axillent des bourgeons végétatifs (notamment dans les lots soumis en serre à une photopériode favorable). Ces bractées réduites peuvent accompagner des fleurs normales ou atrophiées.

On en trouve enfin à l'aisselle des *bractées supplémentaires stériles* (1) α que l'on rencontre souvent à la base des premières fleurs. On ne peut qualifier ces derniers de surnuméraires, puisque le bourgeon principal est absent ; ils possèdent cependant, en général, les mêmes caractéristiques que les bourgeons surnuméraires : mêmes moments d'apparition, mêmes aspects morphologiques et histologiques.

2°) *Développement*

Leur développement s'arrête assez précocement, principalement sur les pieds cultivés en serre, le nombre d'ébauches foliaires ne dépassant pas 10 en général. Ils peuvent devenir inflorescentiels, mais souvent le bourgeon se flétrit et meurt avec la plante à l'état végétatif.

En serre nous avons pu néanmoins obtenir leur développement en rameaux assez importants par des sections de tous les bourgeons nés à l'aisselle des feuilles végétatives d'une part et par section de la partie inflorescentielle située au-dessus du bourgeon considéré d'autre part. Les rameaux obtenus avaient 20 à 30 cm et portaient de 15 à 30 feuilles dont la dernière axillait ou non une cyme. En jardin, quoique beaucoup plus rares, ces bourgeons se développent mieux et peuvent atteindre 10 à 15 cm de hauteur sans intervention (fig. 8, H).

Une exception est faite cependant pour le bourgeon naissant à l'aisselle de α_1 qui peut donner un rameau végétatif très important. Sa taille peut atteindre celle de la cyme axillée par β_1. La comparaison des schémas G et B, fig. 8, montre qu'il s'agit, en somme, d'une cyme bipare dont l'une des branches serait remplacée par un rameau végétatif. Il semble d'ailleurs que chez certaines espèces, par exemple le *Piper umbellatum* (Pipéracées) étudié par R. Nozeran (1955), la présence d'un rameau végétatif à l'aisselle de α_1 soit la règle. De même chez le *Salpiglossis spinescens* (Solanées) (S. Danert, 1958) α axille un rameau végétatif (ici à tous les niveaux de l'inflorescence en cyme). Tous ces cas correspondent vraisemblablement à ce que L. et A. Bravais (1837) désignent par « cymes entremêlées de rameaux ».

3°) *Structure*

Ces bourgeons ne prenant naissance qu'accidentellement à l'aisselle de bractées de numéro d'ordre variable, il ne nous a pas été possible d'en suivre l'ontogénie. Il est très vraisemblable cependant que leur formation est assez tardive par rapport à celle du bourgeon axillaire principal correspondant ; en effet, sur les nombreuses jeunes inflorescences disséquées à la loupe, de tels bourgeons ont été rencontrés au début de leur développement, sous forme de minuscules massifs homogènes, alors que la

(1) Précisons que le terme « stérile » se rapporte ici à l'absence de bourgeon inflorescentiel à l'aisselle de la bractée.

fleur correspondante était totalement achevée et que 7 à 12 nouvelles fleurs s'étaient déjà formées.

Des coupes ont été pratiquées dans différents apex de bourgeons situés à des niveaux divers. Les préparations colorées à l'hématoxyline aussi bien que celles colorées au vert de méthyle-pyronine montrent la forme et la zonation caractéristiques des apex végétatifs, quelle que soit la nature de la formation axillante : bractée fertile (Pl. VI, fig. 2), bractée stérile ou dernière feuille.

On doit d'ailleurs remarquer qu'il peut se former, sous les bourgeons qui viennent d'être décrits, d'autres bourgeons végétatifs extrêmement réduits, qui sont des bourgeons surnuméraires *secondaires*.

On voit donc que la cyme du *N. glutinosa* peut présenter à des niveaux divers, mais particulièrement à sa base, des « *tendances* » *végétatives* dénotant une certaine difficulté de la plante à fleurir. Il y a une sorte « d'hésitation », au moment du passage à l'inflorescence, qui fait que *certains caractères végétatifs persistent*. Ce n'est qu'à un certain niveau de la cyme, plus ou moins élevé suivant les individus, que la « tendance à la floraison » l'emportant, les fleurs qui se forment alors, achèvent leur complet développement ; les bractées sont réduites, corrélativement les bourgeons végétatifs ne se forment plus (ou seulement exceptionnellement).

B. — Diversité dans le mode d'évolution des bourgeons de l'axe principal

Dans tous les cas étudiés jusqu'à présent il s'agissait de faits observés sur la cyme axillaire de la dernière feuille F_n de l'axe principal. Mais nous avons vu que F_{n-1} et F_{n-2} pouvaient également axiller des bourgeons évoluant directement en inflorescence (fig. 8, I et J).

Mais là également des anomalies sont observées.

Dans de très rares cas, tandis que F_n et F_{n-2} *axillent chacune une cyme*, F_{n-1} *axille un rameau végétatif* (fig. 8, K).

Dans d'autres cas, relativement fréquents, aucune inflorescence ne se développe sur l'axe principal : le *bourgeon, né à l'aisselle de* F_n, *qui normalement est inflorescentiel* (c'est a_1 des Pl. III et IV) *évolue végétativement* (J. Bonnand, 1960). Il donne alors naissance à un rameau portant un nombre variable de feuilles en position alterne (fig. 8, L). Bien que le mot « réversion » ne puisse être employé, puisque *dès le départ* le bourgeon évolue végétativement, c'est malgré tout physiologiquement déjà une réversion (1). Ce cas est d'ailleurs rencontré dans les lots de cultures sou-

(1) Réversion au niveau du 1er bourgeon déjà signalée précédemment.

mis à des conditions favorisant les réversions. Souvent ce rameau se termine par une inflorescence qui est elle-même l'objet d'une réversion (fig. 10, C et C').

Enfin, tout à fait exceptionnellement, aucune inflorescence, ni aucun rameau végétatif ne se développe sur *l'axe principal qui s'achève alors simplement par une fleur terminale* (fig. 8, M). La dissection, sous la loupe binoculaire, du bourgeon axillaire de F_n montre un petit bourgeon qui, après avoir formé quelques feuilles, est devenu inflorescentiel (les 2 ou 3 fleurs formées sont réduites à l'état de jeunes ébauches). On revient donc au cas précédent, mais le bourgeon au lieu d'évoluer, reste très réduit durant toute la vie de la plante.

V. — Remarques sur les conditions dans lesquelles ont été observées les réversions

Nous avons récemment entrepris l'étude expérimentale des réversions chez le *N. glutinosa*. Il n'entre pas dans le cadre de notre travail plus particulièrement morphologique d'étudier le déterminisme physiologique de ces réversions, aussi sans entrer dans les détails de l'expérimentation nous contenterons-nous de noter ici quelques remarques qui nous ont été suggérées par les premiers résultats obtenus (1).

1°) *La plus ou moins grande vigueur de la plante ne semble pas jouer un rôle dans le déclenchement de la réversion.* En effet cette anomalie n'a été rencontrée qu'exceptionnellement dans tous les lots cultivés en jardin, qu'il s'agisse de pieds vigoureux cultivés en pleine terre ou de pieds chétifs cultivés en pots de faible calibre.

2°) *Le rôle de la faible intensité lumineuse est à envisager.* En effet les plantes cultivées en serre, qu'elles soient soumises à une photopériode favorable ou à une photopériode défavorable (2) à la floraison, présentent *toujours* une proportion élevée (30 % environ) de réversions — alors que les plantes cultivées dans le jardin en jour naturel ne subissent qu'exceptionnellement des réversions (environ 0,70 % des cas).

Or l'intensité lumineuse que reçoivent les plantes en jardin est de 10 à 30 fois supérieure à celle obtenue en serre.

Si d'autres facteurs peuvent intervenir dans le déclenchement des réversions, il nous paraît cependant impossible de ne pas attribuer un rôle à l'intensité lumineuse dont on sait par ailleurs l'importance dans les phénomènes de floraison (P. Chouard, 1962) (3).

(1) Ces expériences, qui doivent être poursuivies, feront l'objet d'une publication ultérieure.

(2) La photopériode défavorable n'empêche pas la floraison, mais la retarde considérablement (Tabac de jour court préférant, Steinberg, 1959).

(3) Importance des glucides (cf. D. Aghion, 1964, 1965).

Ainsi comprendrait-on que les pieds, soumis en serre à une photopériode favorable qui déclenche la floraison, subissent cependant ensuite des réversions, l'intensité lumineuse étant insuffisante pour que la floraison se poursuive normalement.

De plus il arrive assez souvent d'observer, en photopériode favorable, plusieurs passages anormaux sur une même inflorescence (fig. 12), les alternances phase végétative - phase inflorescentielle restant toujours très courtes : ce fait traduirait un certain état d'instabilité ; la plante soumise à une photopériode inductive tend à fleurir, elle fleurit produisant une ou deux fleurs, mais d'autres conditions agissant en sens inverse (probablement la faible intensité lumineuse), un fonctionnement végétatif s'établit. Celui-ci est très tôt perturbé par les conditions photopériodiques favorables à la floraison qui sont toujours maintenues : la plante fleurit à nouveau puis, par le même mécanisme agissant en sens inverse, subit une nouvelle réversion.

Fig. 12. — Représentation très schématique d'inflorescences anormales de *N. glutinosa* observées en serre, en photopériode favorable. Les flèches indiquent les passages anormaux à une phase végétative (en noir) souvent de courte durée (voir également la figure 10, C et C').

VI. — Conclusions

Un grand nombre d'inflorescences de *N. glutinosa* présente certaines caractéristiques qui traduisent *un état d'équilibre instable entre l'état végétatif et l'état inflorescentiel* : fleurs atrophiées, bractées très développées, bourgeons ou petits rameaux végétatifs à l'aisselle de ces bractées.

Cet équilibre peut être rompu à un niveau variable de la cyme. S'il est rompu en faveur de la floraison, les nouvelles fleurs formées ont un développement complet, les bractées correspondantes sont réduites, à leur aisselle il ne se forme plus de bourgeons végétatifs (ou exceptionnellement).

Si cet équilibre est au contraire rompu en faveur de l'état végétatif, il y a *réversion* : *l'un des bourgeons de la cyme* au lieu d'évoluer normalement comme les précédents en donnant une fleur et une bractée axillant un nouveau bourgeon, *forme des feuilles qui se répartissent suivant 2 hélices, lesquelles ont un sens d'enroulement identique à celui des hélices sépalaires de la fleur qui aurait dû se former.* Ce fonctionnement anormal peut s'établir très tôt, dès le départ, c'est-à-dire aussitôt après la formation de la fleur terminale, ou plus tardivement, après qu'une quinzaine de bourgeons ait évolué normalement.

Les conditions dans lesquelles sont survenues ces réversions permettent de penser qu'une *intensité lumineuse insuffisante* est sans doute à l'origine de ces anomalies.

Ces observations doivent être comparées à celles faites par un certain nombre d'auteurs, sur d'autres types d'inflorescences, et dans des conditions différentes.

Ainsi, V. Greulach (1942) observe chez deux Composées : *Rudbeckia hirta* et *Cosmos bipinnatus,* cultivées en photopériode défavorable à la floraison, après traitement photo-inductif, des interphases reproductrices-végétatives et même de véritables retours à l'état végétatif.

P. Chouard (1950 à 1962) observe toute une gradation parmi ces phénomènes ; l'exemple le plus typique est celui donné par le *Scabiosa ukranica,* Composée capable de former des rosettes végétatives à la place des portions centrales du capitule, lorsque après un traitement photo-inducteur de 8-15 jours, la plante est replacée dans des conditions défavorables à la floraison.

Chez certaines grappes, des cas de réversion sont également observés. M. Codaccioni (1958, 1962) observe à l'extrémité de certaines inflorescences mâles de *Castanea sativa* (sans qu'il y ait eu recours à l'expérimentation) un petit bourgeon végétatif dont la structure est tout à fait comparable à celle d'un apex végétatif. R. Gorenflot (1959) observe également sur l'épi du *Plantago coronopus* des transformations d'apex inflorescentiels en apex végétatifs capables, par bouturage, d'engendrer une véritable rosette de feuilles.

G. Bernier et M. T. Dath (1962) notent que le transfert de jour long en jour court au moment de la mise à fleurs peut provoquer des anomalies chez le *Sinapis alba* : apparition de feuilles sur la grappe et de fleurs sur

la tige feuillée. A. Lance et P. Rondet (1962) voient sur des plants d'*Alyssum maritimum* ayant reçu l'induction florale et transférés en jour hivernal court défavorable, que des fleurs peuvent se situer sur le trajet des hélices foliaires.

Enfin les fleurs elles-mêmes peuvent être l'objet de retour à l'état végétatif. Chez l'*Anagallis arvensis*, P. Chouard (1957), J. Brulfert et P. Chouard (1961), J. Brulfert (1963), observent après induction florale et retour en jour défavorable des cas de réversion à toutes sortes de degrés, le cas extrême étant représenté par des fleurs presque entièrement normales, possédant un ovaire et à l'intérieur un placenta portant des ovules, mais dont l'extrémité apicale fournit une tige feuillée (fleur prolifère). Chez le *Chrysanthemum* × *hortorum*, H. Rabéchault (1959 à 1962) obtient des fleurons au centre desquels l'ovaire est remplacé par une tige feuillée qui peut elle-même porter un nouveau capitule sur lequel il peut également faire se développer des fleurs prolifères.

Chez le *N. glutinosa* nous n'avons pas observé, jusqu'à présent, de fleurs prolifères, mais seulement des *fleurs avortées* dont le calice seul se développe à peu près normalement. Ces fleurs accompagnent *des bractées à aspect de feuilles* qui axillent des *bourgeons végétatifs* ; le terme de bractée leur est conservé, car elles font partie de la cyme et leur disposition est totalement différente de celle des feuilles. Il ne s'agit pas de réversion, puisque l'édification de la cyme n'est pas interrompue, mais les deux phénomènes sont à rapprocher.

Lorsqu'il y a réversion, les processus qui aboutissent à cette anomalie au niveau de la cyme sont différents de ceux qui peuvent aboutir à une réversion au niveau d'un capitule, d'une grappe ou d'un épi. En effet, dans ces trois cas, c'est un seul et même méristème qui, après avoir produit des bractées et des fleurs (ou seulement des fleurs), produit ensuite des feuilles.

Dans la cyme ce sont des bourgeons successifs qui édifient l'inflorescence. Chaque bourgeon fonctionne durant le temps très court nécessaire à la formation d'une fleur, d'une bractée et d'un nouveau bourgeon. Lorsqu'il y a réversion, *celle-ci est due à une modification totale de fonctionnement de l'un de ces bourgeons qui devient capable d'édifier un axe feuillé durant un temps quelquefois très long.*

Les schémas de la figure 13 résument les diverses possibilités d'évolution de l'un de ces bourgeons a_x (*A*).

— En *B* est représenté le cas normal (2 stades successifs) : le bourgeon a_x, primitivement homogène (fig. *A*), se résout en une fleur fl_x, en une bractée β_x et un nouveau bourgeon a_{x+1}.

— En *C* le bourgeon a_{x+1} est normal, c'est-à-dire qu'il fonctionnera comme le précédent ; mais un *bourgeon surnuméraire végétatif* (*bg. vég.*)

prend naissance plus tardivement entre lui et la bractée (le contour supérieur de celui-ci a été dessiné en pointillé sur le schéma afin d'indiquer sa formation tardive). La bractée β aura, le plus souvent, une croissance identique à celle d'une feuille, et le développement de la fleur fl_x ne sera pas complet ; l'édification de la cyme ne sera pas interrompue, mais celle-ci portera des fleurs atrophiées et à l'aisselle d'une ou de plusieurs bractées très développées, un bourgeon végétatif qui pourra évoluer en petit rameau latéral.

— En *D* est figuré un cas de *réversion* : le bourgeon qui naît entre la fleur et la bractée est *végétatif* (*bg. vég.*) ; *l'édification de la cyme est alors interrompue pour faire place à un fonctionnement végétatif d'une durée variable.*

La cyme se trouve ainsi prolongée par un axe végétatif plus ou moins important, qui pourra lui-même porter une inflorescence.

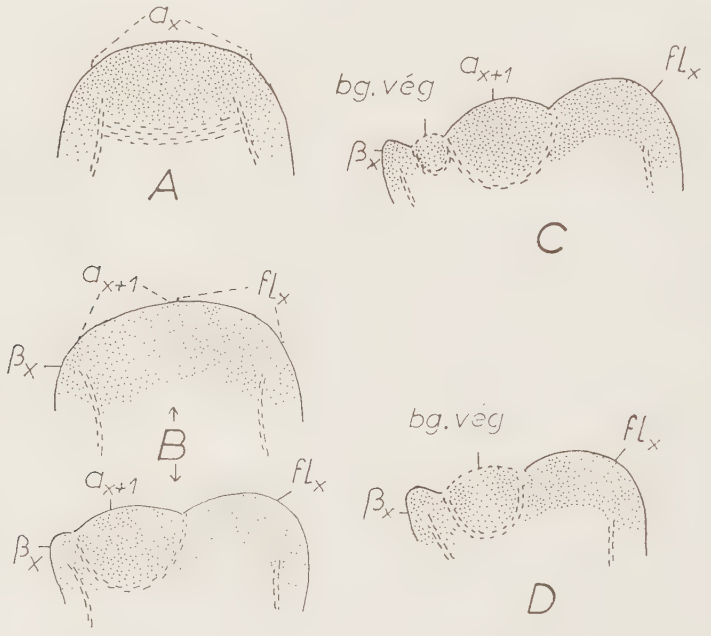


Fig. 13. — Schémas résumant les diverses possibilités d'évolution d'un bourgeon a_x de la cyme.

A — Le bourgeon a_x.

B — Partage normal (deux phases successives) : formation d'une fleur fl_x, d'une bractée β_x et d'un nouveau bourgeon a_{x+1}.

C — Formation d'un bourgeon surnuméraire végétatif *bg. vég.*, entre a_{x+1} et β_x.

D — Cas de réversion : formation d'un bourgeon végétatif *bg. vég.* entre la fleur fl_x et β_x.

DEUXIEME PARTIE

MORPHOLOGIE ET ONTOGENIE DES *N. TABACUM* L., *N. RUSTICA* L. ET *N. NUDICAULIS* Watson

L'INFLORESCENCE :

ETUDE DES GROUPEMENTS DE CYMES UNIPARES SCORPIOIDES

LE *NICOTIANA TABACUM* L.

Avec le *N. tabacum*, commence l'étude, en ce qui concerne l'inflorescence, *des groupements de cymes*. Alors que chez le *N. glutinosa* nous avons vu que l'inflorescence ne comportait, le plus souvent, qu'une seule cyme, axillée par la dernière feuille, chez le *N. tabacum* ainsi que chez le *N. rustica* et le *N. nudicaulis*, que nous étudierons ensuite, les cymes ne sont jamais isolées mais groupées en nombre plus ou moins important sur l'axe principal et les axes secondaires, formant des ensembles souvent complexes.

L'inflorescence du *N. tabacum* présente une structure relativement simple, c'est pourquoi nous commençons par cette espèce.

Nous aborderons d'abord l'étude morphologique. Celle de la cyme axillaire ne sera envisagée que par comparaison avec celle faite chez le *N. glutinosa*. Nous étudierons plus particulièrement les bourgeons axillaires surnuméraires présents sur l'inflorescence principale qui offrent des particularités intéressantes.

L'étude ontogénique de l'inflorescence sera précédée de l'étude du point végétatif qui mérite, par certains de ses aspects, d'être abordée plus en détail que les points végétatifs des autres espèces qui ne seront observés que brièvement.

Chapitre I

ETUDE MORPHOLOGIQUE

I. — Morphologie générale

(Fig. 14, A et Pl. VII, fig. 1)

Le *N. tabacum* groupe un très grand nombre de variétés. Celle étudiée ici est la variété « white burley », ainsi nommée à cause de ses feuilles relativement claires parce que peu riches en chlorophylle. Son aspect est tout différent de celui du *N. glutinosa* : il est constitué d'une vigoureuse tige principale de 1,50 m de hauteur environ, portant, en position alterne, de 50 à 60 feuilles et bractées à limbe décurrent.

A la base de la tige, les 12 à 15 premières feuilles sont séparées par des entre-nœuds très courts (0,5 cm environ). Les suivantes sont séparées par des entre-nœuds beaucoup plus importants (certains peuvent atteindre

7 à 10 cm). Toutes peuvent être réparties suivant deux hélices (J. Bonnand, 1959 a).

L'inflorescence occupe le quart supérieur de la plante. Sous l'inflorescence la dernière feuille f_n (fig. 14, A) axille un bourgeon ou un petit rameau ne dépassant pas 2 à 5 cm de longueur (il ne se développera qu'à

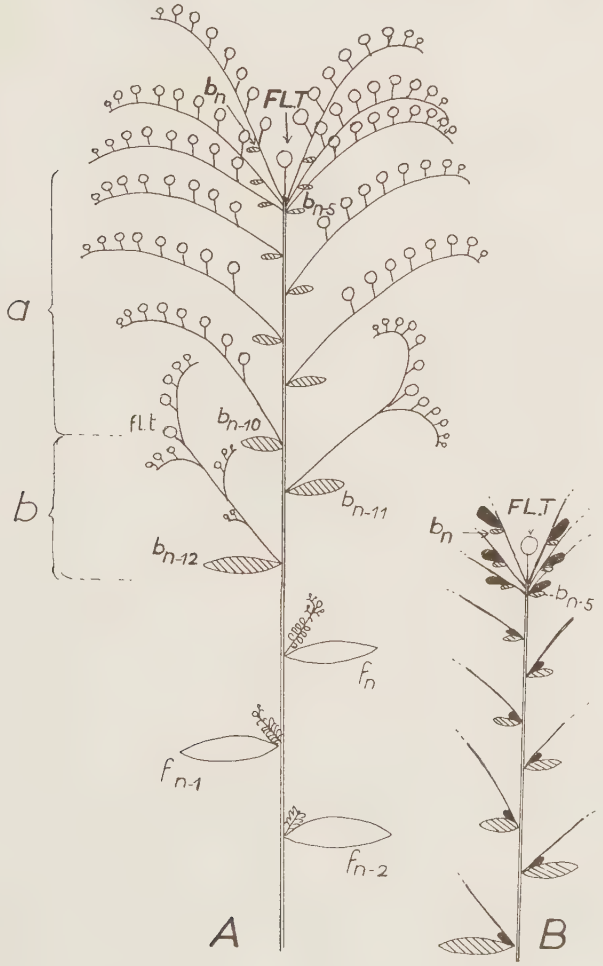


Fig. 14. — A — Schéma de l'inflorescence du *N. tabacum*. En *a* les inflorescences axillaires sont des cymes unipares scorpioïdes ; en *b*, les inflorescences axillaires sont des cymes bipares ou des grappes de cymes. La limite entre l'inflorescence et la partie végétative de la plante est nette.

B — Schéma montrant le développement prépondérant des bourgeons surnuméraires (en noir) dans la partie supérieure de l'inflorescence.

b_n, dernière bractée ; f_n, dernière feuille ; *FL. T.*, fleur terminale.

la fin de la vie de la plante). La dissection sous la loupe montre que ce bourgeon ou ce rameau est d'abord passé par une phase végétative relativement importante (7 à 10 feuilles) avant de devenir inflorescentiel. Pour les 2 ou 3 bourgeons sous-jacents cette phase végétative est encore plus longue et la portion inflorescentielle plus réduite. Tous les bourgeons situés plus bas sur l'axe principal sont purement végétatifs.

La limite entre la partie végétative de la plante et l'inflorescence est donc nette.

II. — Morphologie de l'inflorescence

A. — Organisation générale
(Fig. 14 et 15)

L'ensemble de l'inflorescence est constitué de 10 à 15 inflorescences axillaires *disposées en grappe* sur l'axe principal : la disposition de leurs bractées axillantes (bractées b_{n-12} à b_n sur la figure 14) est alterne. *Ces bractées,* dont la taille se réduit rapidement du bas vers le haut de l'axe principal, *peuvent être réparties sur deux hélices prolongeant les deux hélices foliaires. Le passage à l'inflorescence n'est marqué par aucune variation phyllotaxique.* L'examen de la figure 15 (1) montre que le segment de *n-12* (première bractée) et celui de *n-14* (avant-dernière feuille f_{n-1}) sont contigus par léger chevauchement, comme le sont les segments des feuilles *n-14* et *n-16*, etc... Il en est de même pour le segment de *n-11* (2e bractée) et celui de *n-13* (dernière feuille f_n). C'est donc uniquement la nature des axes secondaires qui permet de fixer une limite entre la partie végétative et la partie inflorescentielle.

On peut distinguer deux régions dans l'inflorescence.

1°) Une région basale *b* où les inflorescences axillaires sont de petites *grappes* (terminées) de *3-5 cymes* (fig. 14, A, b_{n-12}) et des *cymes bipares* (b_{n-11}). Cette portion *b* est réduite (2 à 4 inflorescences axillaires).

2°) Une région *a* formée par les parties moyenne et supérieure de l'inflorescence portant latéralement uniquement des *cymes unipares* (b_{n-10} à b_n) et se terminant par une fleur (fleur terminale *FL. T.*, dont l'axe se trouve légèrement déjeté sur le côté).

La portion *b* peut être parfois absente : l'inflorescence est alors constituée uniquement de cymes unipares.

L'ensemble de l'inflorescence est donc une grappe (terminée) *de cymes*

(1) A cause du manque de place, seuls les numéros d'ordre ont été indiqués sur la figure.

unipares qui se complique souvent par l'addition, dans sa région basale, de cymes bipares et de grappes secondaires de cymes.

Alors que les 5 à 8 premières inflorescences latérales sont étagées le long de l'axe principal, séparées par des entre-nœuds appréciables (fig. 14, A), les suivantes sont pratiquement insérées à un même niveau

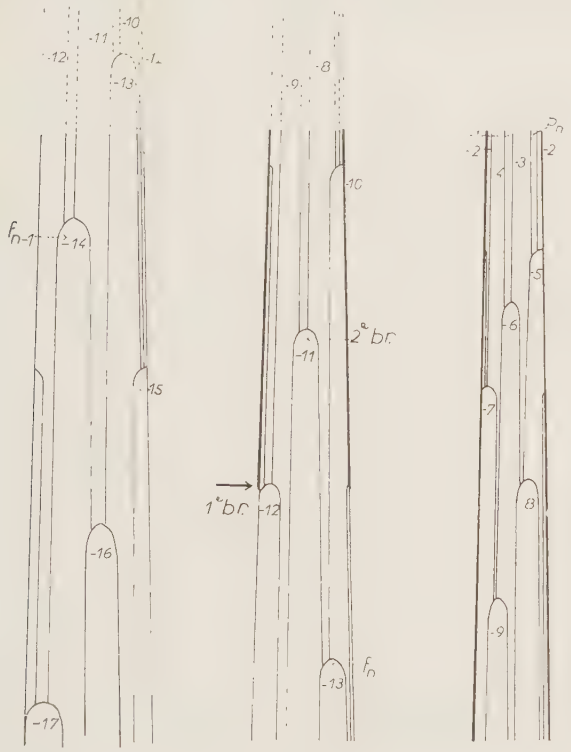


Fig. 15. — Développement dans un plan de la tige du *N. tabacum* (partie supérieure de la portion végétative et inflorescence de b_n à b_{n-12}) montrant la possibilité de tracer deux hélices.

br, bractée ; f_n, dernière feuille ; b_n, dernière bractée de l'inflorescence.

au sommet de l'axe où elles entourent complètement la fleur terminale. L'ensemble offre alors l'aspect de ce qui a été souvent appelé « cyme multipare » ; nous reviendrons sur cette définition. A ce niveau, les bractées axillantes sont « déportées » sur l'axe de la cyme qu'elles axillent. La longueur des « hypoclades » (F. Bugnon, 1955) (1) s'accroît, en général,

(1) F. Bugnon (1955) désigne par hypoclade (ou hypophylloclade, 1959) « la zone de croissance intercalaire apparue dans le soubassement commun d'une feuille et de son bourgeon axillaire ».

au fur et à mesure que l'on considère des cymes plus jeunes. Sur la dernière cyme formée (b_n) l'hypoclade peut atteindre une longueur de 3 à 5 cm.

Les coupes transversales faites dans la partie supérieure d'une très jeune inflorescence (sépales de la fleur terminale à l'état d'ébauches) (fig. 16) montrent la position respective des dernières bractées et des sépales de la fleur terminale.

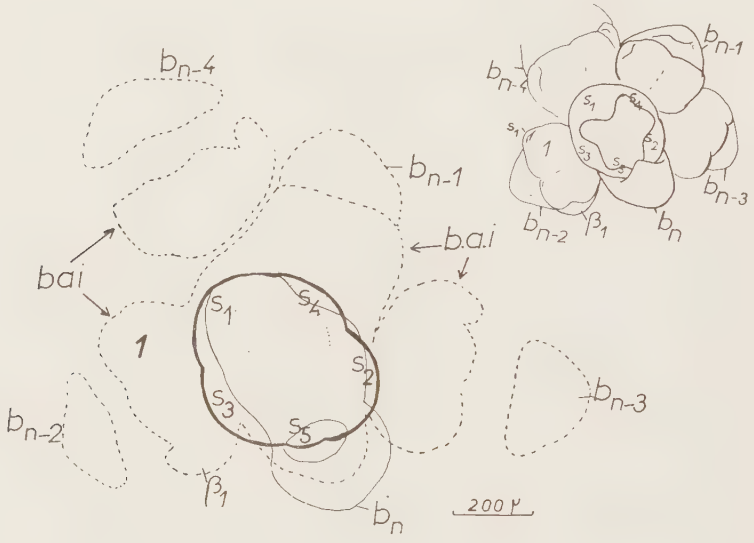


Fig. 16. — Superposition de 3 coupes transversales (trait épais, trait fin et trait interrompu) faite dans le sommet d'une très jeune inflorescence de *N. tabacum* (dessinée en haut à droite) montrant la position respective des dernières bractées b_n à b_{n-4} et des sépales S_1 à S_5 de la fleur terminale.

— b_n, qui axille un bourgeon réduit, est contiguë avec S_2.

— A l'aisselle de b_{n-1}, se trouve un volumineux bourgeon *b. a. i.* qui rend difficile l'évaluation des rapports de contiguïté entre b_{n-1} et S_1.

Les bourgeons à l'aisselle des bractées ont commencé à s'organiser en cyme. Remarquer sur la cyme à l'aisselle de b_{n-2} par exemple, que la première fleur *1* et la bractée β_1 sont opposées.

L'ordre d'apparition et la disposition des sépales permettent de tracer deux hélices S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4.

On peut observer que l'hélice bractéale b_{n-4}-b_{n-2}-b_n peut être prolongée par l'hélice sépalaire S_2-S_4, b_n et S_2 étant contiguës (par chevauchement).

Par contre, le développement très précoce d'un volumineux bourgeon à l'aisselle de b_{n-1} rend très difficile l'évaluation des rapports de contiguïté sur la seconde hélice entre b_{n-1} et S_1.

Il en aurait été de même entre b_n et S_2 si le bourgeon axillaire de b_n avait été important (comme c'est le plus souvent le cas).

Une remarque approchante a été faite à propos du *N. glutinosa*.

B. — La cyme unipare

(Fig. 17 ; comparer avec la figure 1)

Elle offre des dissemblances avec celle du *N. glutinosa* (fig. 1) ; en effet, chez le *N. tabacum* (fig. 17), la cyme, de taille réduite (10 à 15 cm), porte un nombre restreint de fleurs (une dizaine). Le sympode n'est pas rectiligne, mais se présente sous la forme d'un zig-zag peu accentué. A l'extrémité de chaque élément se situe une fleur « terminale » qui, dans les parties âgées de la cyme, est fortement rejetée sur le côté.

Contrairement à ce que l'on observe chez le *N. glutinosa*, des bractées α sont observées seulement à la *base* (α_1 stérile ou fertile) des cymes de la partie inférieure de l'inflorescence principale.

Alors que chez le *N. glutinosa* chaque bractée β ne subit qu'un faible déplacement sur l'axe qu'elle axille (fig. 1, A), chez le *N. tabacum* chaque bractée β subit un déplacement tel qu'elle se trouve située à l'extrémité de son rameau axillaire près de la fleur qui le termine. Ainsi, par exemple, la bractée β_1 (fig. 17) qui devrait se trouver insérée au même niveau que la fleur *1* (puisqu'elle a été formée en même temps et au même niveau) se trouve située près de la fleur *2*. De même β_2 se trouve insérée près de la fleur *3*, etc... (voir la position normale des bractées indiquée en pointillé sur la fig. 17, B).

Remarque. — Rappelons que chaque bractée naît *opposée* à chaque fleur (1). β_1 sur la figure 17 ne peut donc être la bractée formée en même temps que la fleur *2*, puisqu'elle lui est contiguë. Il en est de même pour β_2 et la fleur *3*, etc...

Chaque bractée, *toujours réduite à l'état de languette*, axille, de façon constante, un bourgeon surnuméraire qui évolue en *cyme unipare* (en pointillé sur la fig. 17, A). Les cymes surnuméraires peuvent atteindre une taille importante et porter plusieurs fruits (ces dernières portent elles-mêmes des petites cymes surnuméraires à l'aisselle de leurs bractées). Le

(1) Ceci a été montré à propos du *N. glutinosa* et peut être vérifié chez le *N. tabacum* : voir, sur la figure 16, la fleur *1* et la bractée β_1 de la jeune cyme axillaire de b_{n-2} par exemple.

développement de ces cymes surnuméraires contribue à donner à l'ensemble de la cyme l'apparence d'une grande complexité. Là également il y a dissemblance avec la cyme du *N. glutinosa* sur laquelle nous avons observé uniquement des bourgeons surnuméraires *végétatifs,* ceux-ci se trouvant le plus souvent à l'aisselle de *bractées très développées.*

Notons enfin que nous n'avons jamais observé de transformation de la cyme en rameau végétatif (réversion).

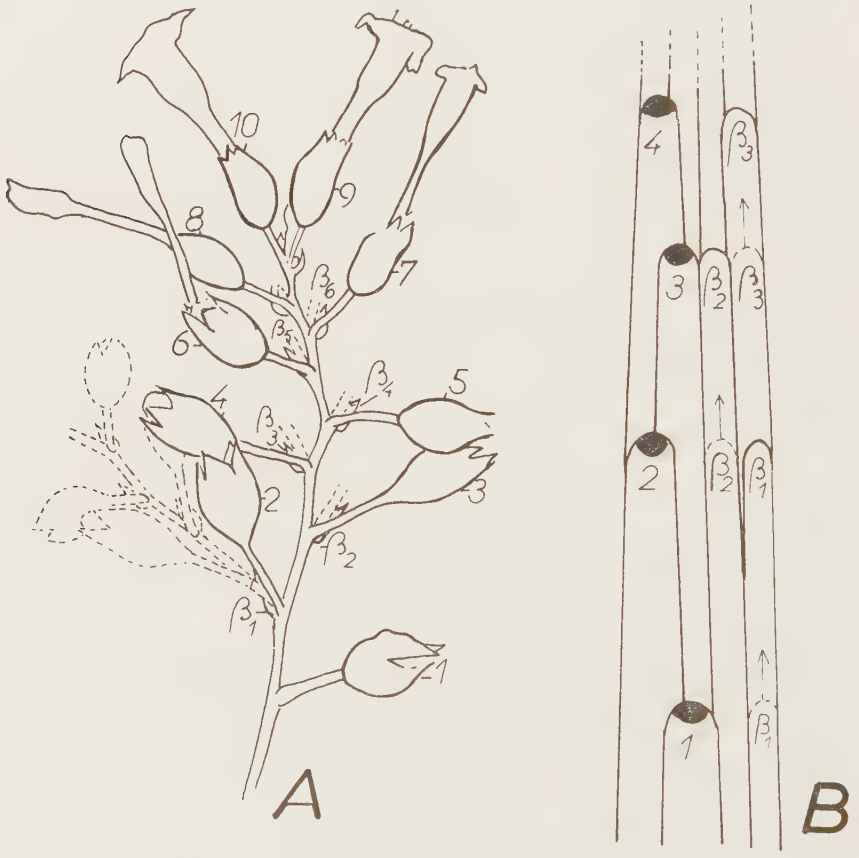


Fig. 17. — La cyme unipare scorpioïde du *N. tabacum.*

A — Dessin de la cyme. En pointillé, les cymes surnuméraires à l'aisselle des bractées β. *1,* 2, 3, etc... fleurs successives.

B — Développement dans un plan de l'axe de la cyme (supposé rectiligne) jusqu'à la fleur *4.* En pointillé, position théorique des bractées β_1, β_2 et β_3 ; en trait plein, leur position réelle.

C. — Les bourgeons surnuméraires sur l'inflorescence principale

(Fig. 18)

La présence de bourgeons surnuméraires est générale chez le *N. tabacum*. On en trouve sur l'axe *principal* à l'aisselle des dix dernières feuilles et de toutes les bractées, on en trouve également sur les inflorescences *latérales* qu'il s'agisse de cymes ou de grappes. Nous étudierons plus spécialement les bourgeons surnuméraires qui se trouvent à l'aisselle des bractées de la grappe principale (entre l'inflorescence axillaire principale et la bractée).

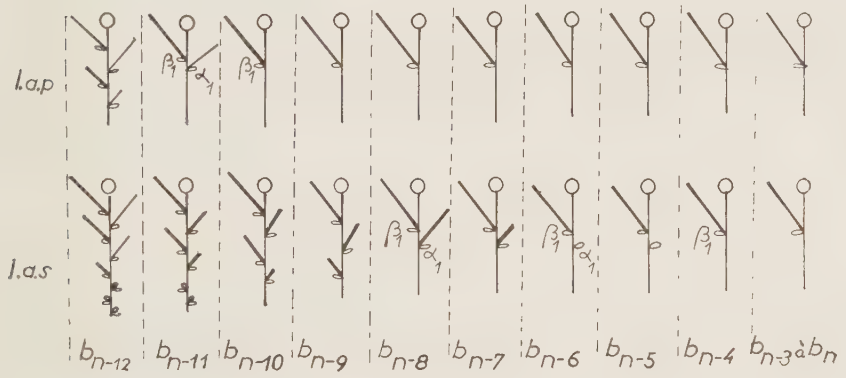


Fig. 18. — Représentation très schématique des inflorescences axillaires principales (*I. a. p.*) et des inflorescences axillaires surnuméraires (*I. a. s.*) du *N. tabacum*.

Les traits obliques représentent des cymes. Sur une même rangée verticale se trouvent l'inflorescence axillaire principale et l'inflorescence axillaire surnuméraire correspondante ; remarquer la complexité de *I. a. s.* par rapport à *I. a. p.* Remarquer également comment, de b_{n-12} à b_n, *I. a. s.* se simplifie très progressivement et au contraire *I. a. p.* très rapidement.

α et β, bractées de la cyme ; b_n, dernière bractée de l'axe principal.

Ces bourgeons se développent en petites inflorescences dont la taille nécessite pour les étudier une dissection sous la loupe.

Leur structure varie suivant le niveau considéré. Les schémas de la figure 18 (rangée du bas, *I. a. s.*) indiquent les variations observées en fonction du numéro de la bractée axillante correspondante (b_{n-12} à b_n) et permettent une comparaison avec la structure de l'inflorescence

axillaire principale de même numéro d'ordre (rangée du haut, *I. a. p.*) (1).

On peut observer que la structure de l'inflorescence surnuméraire est toujours plus complexe que celle de l'inflorescence axillaire principale correspondante.

D'autre part, alors que la structure de l'inflorescence axillaire principale se simplifie brusquement (on passe en effet rapidement, de b_{n-12} à b_{n-10}, de la grappe de 3-4 cymes à la cyme bipare, puis unipare) *les inflorescences surnuméraires subissent au contraire une simplification progressive de leur structure.* Ainsi en b_{n-12} l'inflorescence surnuméraire est une grappe complexe de cymes (caractérisée par un développement prépondérant des cymes supérieures, les bourgeons du bas restant indifférenciés). Plus haut (b_{n-11} à b_{n-9}) ces grappes se réduisent (diminution du nombre des cymes axillaires de 6 à 3). En b_{n-8} l'inflorescence surnuméraire est une cyme bipare dont les deux branches sont presque équivalentes. En b_{n-7} on observe également une cyme bipare mais la branche inférieure est beaucoup plus réduite. En b_{n-6} et b_{n-5} cette dernière branche a disparu, seule persiste la bractée axillante α_1 qui est alors stérile : la cyme est unipare. Plus haut (b_{n-4}) cette bractée stérile elle-même disparaît : la cyme est unipare sans bractée stérile. Toutes les inflorescences surnuméraires situées plus haut (b_{n-3} à b_n) sont des cymes unipares.

Morphologiquement, on passe donc de la grappe de cymes à la cyme bipare par une réduction progressive du nombre des axes latéraux. On passe ensuite progressivement de la cyme bipare à la cyme unipare par réduction de la branche inférieure, puis sa disparition, alors que la bractée axillante persiste encore à l'état stérile. La suppression de cette dernière ne s'effectue que tardivement.

L'examen des inflorescences surnuméraires permet donc d'observer des formes de transition entre grappe de cymes et cyme unipare qui ne sont pas visibles au niveau des inflorescences axillaires principales.

Remarque. — Sous les bourgeons surnuméraires qui viennent d'être décrits peuvent se situer d'autres bourgeons surnuméraires formés plus tardivement. Ils sont localisés à l'aisselle des 3 ou 4 premières bractées (partie *b*). En général, ils n'évoluent pas en inflorescence, mais restent sous forme de minuscules bourgeons présentant un apex légèrement bombé entouré de 2 à 4 ébauches (aspect de bourgeon végétatif).

(1) Dans ces schémas les proportions ne sont pas respectées : les inflorescences surnuméraires sont en réalité très réduites par rapport aux inflorescences axillaires principales. D'autre part, elles sont nettement plus développées dans la partie supérieure de l'inflorescence principale que vers la base (acrotonie) (voir fig. 14, B, en noir).

Chapitre II

ETUDE ONTOGENIQUE

I. — Evolution du méristème apical

A. — La phase végétative

Nous avons vu que la tige du *N. tabacum* comporte à sa base une partie à entre-nœuds courts et au-dessus une partie à entre-nœuds longs. Les périodes durant lesquelles se construisent respectivement ces 2 parties sont appelées phase en rosette (1) et phase d'allongement.

L'étude de ces deux phases ayant déjà fait l'objet de publications (J. Bonnand, 1956, 1959 *a*), nous dégagerons les faits essentiels tout en apportant quelques précisions à propos de certains points qui n'avaient pas été envisagés.

1° — *La phase en rosette*

C'est au cours de cette phase que se réalise la zonation du point végétatif dont l'organisation dans les premiers stades du développement est très rudimentaire (on note, comme chez le *N. glutinosa,* une absence de corpus). Vers le milieu de la phase en rosette (7 à 9 feuilles) on peut déjà distinguer nettement un *anneau initial,* un *méristème d'attente* et un *méristème médullaire.* L'ensemble de l'apex figure une aire légèrement convexe, ou plane suivant le plan de coupe.

L'étude qui va suivre se rapporte à un apex fixé vers le milieu de la phase en rosette.

a) *L'anneau initial* (Fig. 19, A et 1).

Il se distingue nettement du méristème d'attente. Ses cellules, très méristématiques, ont un cytoplasme dense ; les vacuoles sont petites et globuleuses ; le chondriome, assez fin, s'y trouve sous forme de mitochondries dispersées ou associées en chaînettes. La forte coloration du cytoplasme par la pyronine, contrôlée au test de Brachet, montre que l'acide ribonucléique s'y trouve en quantité importante.

Le vert de méthyle colore également fortement les noyaux ; ceux-ci, de type réticulé (réaction de Feulgen), ont un réseau de chromatine dense. Les

(1) Il s'agit, plus précisément, d'une pseudo-rosette puisque les entre-nœuds s'allongent quelque peu.

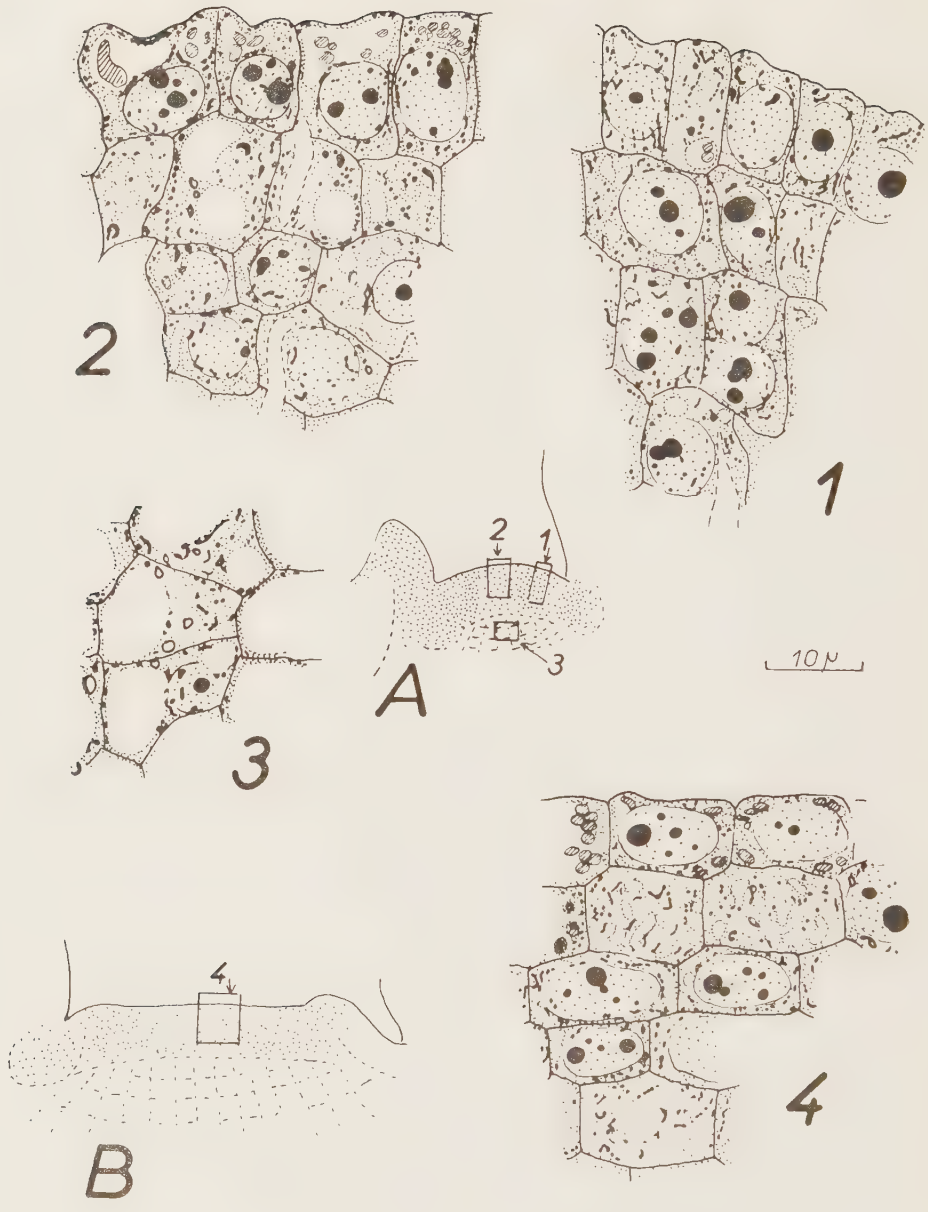


Fig. 19. — Etude cytologique des différents territoires d'un apex végétatif de de *N. tabacum* en phase rosette (stade de 7-8 feuilles) (A) et du méristème d'attente d'un apex plus âgé pendant la phase d'élongation (25 feuilles) (B).
(Regaud, Mac Manus, hématoxyline).

nucléoles, de taille très variable, sont au nombre de 1 à 5 ; les plus gros ont un diamètre de 2 à 2,5 μ.

Les feuilles naissent par suite de mitoses périclines situées dans la deuxième ou, le plus souvent, dans la troisième assise. Chacune d'elles, lors de son émergence, entame fortement l'anneau initial. Mais une prolifération anticline des cellules subsistantes le restaure rapidement. Chaque secteur de l'anneau initial, après restauration, entre dans une phase de repos relatif avant d'entrer à nouveau en phase morphogène.

Durant cette phase en rosette, les segments *foliaires ont pour caractéristique de se parenchymatiser très rapidement,* de sorte que l'écorce, très près du point végétatif est constituée de grandes cellules très différenciées (fig. 20, A et A a).

b) *Le méristème d'attente* (Fig. 19, A et 2).

L'état méristématique y est moindre que dans l'anneau initial. Les vacuoles sont nettement plus importantes, principalement au niveau des deux premières assises ; on peut y observer, notamment dans celles de la première assise, de nombreux précipités probablement tannifères. Les mitochondries sont dispersées ou associées en chaînettes ou filamenteuses. On rencontre également quelques chondriocontes.

La teneur des cellules en acide ribonucléique y est très inférieure à celle des cellules de l'anneau initial. A l'intérieur du noyau, le réseau de chromatine est lâche ; les nucléoles ont, en général, des diamètres inférieurs à ceux appartenant aux noyaux de l'anneau initial (d = 0,8 à 2 μ). L'activité mitotique est réduite.

c) *Le méristème médullaire* (Fig. 19, A et 3).

L'état méristématique du méristème médullaire est faible par rapport à celui des deux territoires précédents sous lesquels il se situe. On peut observer une ou deux grandes vacuoles à l'intérieur de chaque cellule et le chondriome est déjà différencié (nombreux plastes amylifères).

Durant cette période où l'allongement de la tige n'est pas encore vraiment commencé, l'activité mitotique, principalement péricline, est faible. Le méristème médullaire a une hauteur très réduite et les *cellules de la moelle auxquelles il donne naissance se parenchymatisent et s'agrandissent très rapidement* (fig. 20, A et A b).

Le bourgeon terminal d'une plante en rosette est donc caractérisé par des tissus corticaux et médullaires constitués de grandes cellules très différenciées.

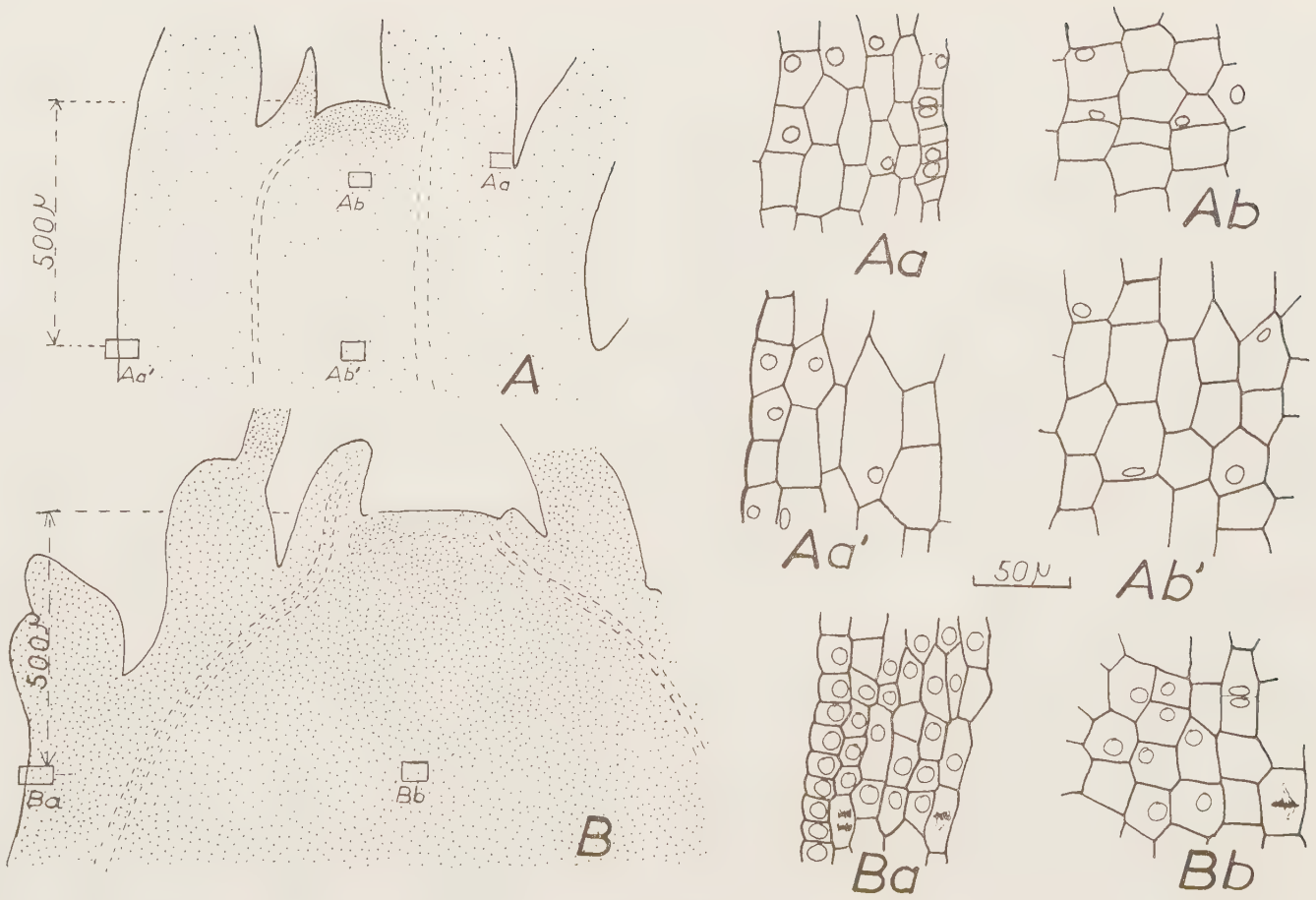


Fig. 20

2° *La phase d'allongement*

Alors que les entre-nœuds construits durant la phase en rosette ne s'allongeront que très peu, ce sont ceux construits durant la phase d'allongement qui contribueront à l'élongation de la tige : durant cette phase s'édifient de 25 à 35 feuilles puis les 5 à 8 premières bractées de l'inflorescence (1). Nous étudierons ici la phase *végétative* d'allongement.

Pendant cette phase la naissance des feuilles s'effectue à *un rythme progressivement croissant* (les 15 premières feuilles, construites durant la phase en rosette, ont été formées en 3 mois environ, les 30 suivantes sont formées en 2 à 3 mois) ; le nombre de jeunes ébauches et de primordiums entourant l'apex augmente avec l'âge de la plante.

L'apex, dont la taille continue à s'accroître (son diamètre, de 165 μ au stade de 7-8 feuilles, passe à 300 μ au stade de 25-30 feuilles), *garde une forme identique* : il figure toujours une aire légèrement convexe, ou plane suivant le plan de coupe. *Mais des modifications importantes y sont observées.* Ces modifications peuvent être vues dès le début de la phase d'allongement (15-18 feuilles), mais c'est à partir d'un stade un peu plus avancé (20-25 feuilles) qu'elles sont les plus évidentes (les entre-nœuds qui se construisent à partir de ce moment subiront un très grand allongement).

Les descriptions qui vont être données s'appliquent à un apex, ayant formé au total environ 25 feuilles (il se serait donc encore formé une vingtaine de feuilles avant l'établissement de la phase inflorescentielle).

a) *Modifications au niveau du méristème médullaire et de la moelle.*

On assiste, au niveau du méristème médullaire, à une dédifférenciation et surtout à un *important regain de l'activité prolifératrice.* Les mitoses en effet deviennent très abondantes, elles sont périclines, mais également anticlines, provoquant ainsi un élargissement important de la moelle allant de pair avec l'augmentation de taille de l'apex. Les cellules deviennent dans l'ensemble plus courtes et plus étroites, le cytoplasme est plus abondant. Le chondriome cependant ne subit pas de changement notable et l'amidon est toujours présent en quantité importante.

(1) L'élongation se poursuivra pendant la floraison, période au cours de laquelle elle atteint le maximum d'ampleur. La plante mesure en effet une trentaine de cm lorsque s'achève l'ontogenèse de l'axe principal (formation de la dernière bractée) et de 1 m 30 à 1 m 70 de hauteur à l'état adulte.

Fig. 20. — Coupes longitudinales dans deux apex de *N. tabacum*, l'un (A) en phase en rosette (7-8 feuilles), l'autre (B) en phase d'élongation (25-30 feuilles) et étude des tissus corticaux (Aa' et Ba) et médullaires (Ab' et Bb) situés à 500 μ de la surface de l'apex. En Aa et Ab, étude des tissus corticaux situés à 100 μ (Aa) et médullaires situés à 150 μ (Ab) de la surface de l'apex d'une plante en rosette.

Ces modifications ne sont pas localisées dans les régions situées immédiatement sous le méristème d'attente (méristème médullaire de la plante en rosette), mais peuvent être observées plus bas : voir par exemple les tissus médullaires à 500 μ de la surface de l'apex (fig. 20, B et B b), comparer avec ceux d'une plante en rosette à la même distance (fig. 20, A et A b'), Plus bas encore, jusqu'à 2 ou 3 mm on peut également observer des petites cellules se divisant activement et *ce n'est que très progressivement que s'effectue la différenciation.*

b) *Modifications au niveau des tissus corticaux.*

Les segments foliaires sont également le siège d'une intense activité prolifératrice et se parenchymatisent également très lentement (voir la fig. 20, B et Ba, comparer avec les tissus corticaux d'une plante en rosette à la mêmed istance, fig. 20, A et Aa'), de sorte que les tissus corticaux situés à des distances relativement importantes de la surface du point végétatif (2 ou 3 mm) sont encore constitués de petites cellules assez méristématiques.

Le bourgeon terminal d'une plante en cours d'élongation est donc caractérisé par des tissus médullaires et corticaux peu différenciés dont les cellules se divisent activement.

Nous avons dit que ce sont les jeunes entre-nœuds formés au cours de la phase d'élongation qui s'allongeront le plus considérablement. On voit donc que *dès sa formation l'entre-nœud qui doit subir un très grand allongement est l'objet d'une intense activité prolifératrice : il rassemble ainsi un nombre de cellules très important.*

Des mesures faites au niveau d'un très jeune entre-nœud construit durant la phase d'élongation et de l'entre-nœud adulte correspondant ont permis de montrer (J. Bonnand, 1959 *a*) que le phénomène d'allongement est dû à un double mécanisme : la multiplication cellulaire et l'élongation cellulaire, la *multiplication précédant le mécanisme de l'élongation.*

Nous verrons, à propos du *N. nudicaulis,* qu'il n'en est pas toujours ainsi.

c) *Modifications au niveau du méristème d'attente.*

La dédifférenciation qui envahit le méristème médullaire affecte également *l'ensemble* du point végétatif. Elle est particulièrement nette au niveau du *méristème d'attente* (fig. 19, B et 4). Les cellules, qui maintenant ont une forme aplatie dans le sens transversal (plus ou moins suivant les échantillons) ont un cytoplasme plus dense, les vacuoles sont moins importantes que lorsque la plante est en rosette (fig. 19, 2) et les nucléoles sont dans l'ensemble plus gros (d = 2 μ à 2,5 μ). La zonation, quoique

toujours évidente, est un peu moins nette. L'activité mitotique, bien que toujours beaucoup moins importante que dans l'anneau initial, y semble souvent un peu plus prononcée.

Ces faits seraient peut-être en rapport d'une part avec l'activité accrue de l'anneau initial qui produit des feuilles à un rythme de plus en plus accéléré : le méristème d'attente fournirait alors par ses bords latéraux une masse de matériel plus importante à l'anneau initial dont la régénération tendrait à devenir insuffisante ; ils seraient d'autre part en rapport avec *l'activité également très accrue du méristème médullaire* auquel le méristème d'attente fournit, par son bord inférieur, des cellules de plus en plus nombreuses. On sait en effet qu'aucune limite rigoureuse n'existe entre les divers territoires du point végétatif (R. Buvat, 1952 ; G. Bersillon, 1955 ; A. Camefort, 1956 ; A. Lance, 1957 b) et que des cellules appartenant à l'un d'eux peuvent s'intégrer dans le territoire voisin. Il n'est pas impossible que l'activité très intense de l'un de ces territoires entraîne une recrudescence de ces échanges.

L'apex végétatif du *N. tabacum* est à rapprocher, par certains faits, de celui du *Ginkgo biloba* étudié par H. Camefort (1951, 1956). L'auteur observe en effet pendant la phase d'élongation des pousses longues *un anneau initial et un méristème médullaire très actifs ainsi qu'un retard dans la parenchymatisation des tissus corticaux et médullaires*, alors que cette dernière est au contraire précoce et prononcée dans les tissus de l'apex de pousses courtes. La zone apicale par contre n'est pas modifiée, les caractères cytologiques étant exactement les mêmes que ceux des pousses courtes.

B. — Fin de la phase végétative

Vers la fin de la phase végétative les modifications amorcées pendant la période d'élongation s'accentuent rapidement, en même temps que la surface de l'apex se bombe légèrement. Les figures 2 et 2 *bis*, Pl. VIII, représentent un apex produisant ses dernières feuilles. Il a atteint de très grandes dimensions (460 µ du primordium naissant f_n au bourgeon — non inclus — de f_{n-4}). Sa zonation est très estompée, le méristème d'attente se distinguant de l'anneau initial, par une coloration un peu moins poussée au vert de méthyle-pyronine.

A l'aisselle de f_n qui est à l'état de primordium naissant, on peut distinguer une petite zone légèrement différenciée, constituée de cellules régulièrement rangées provenant de mitoses anticlines, qui est à l'origine d'un bourgeon axillaire (*b. a.*). A l'aisselle de f_{n-4} qui n'est encore qu'une jeune ébauche, on peut également observer un bourgeon, *b. a.*, il est important, mais non proéminent. Les bourgeons axillaires dont la formation était

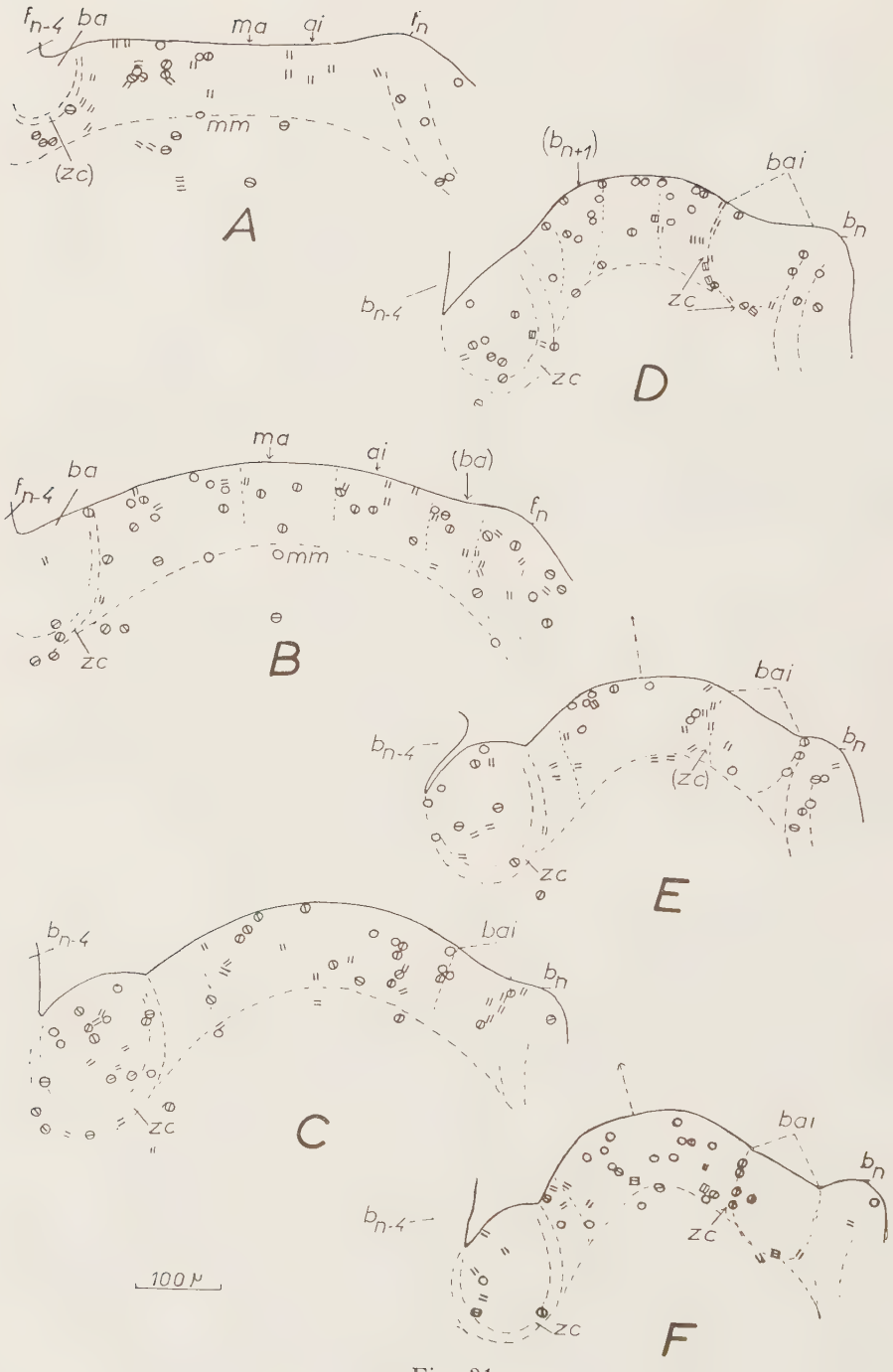

f_{n-4} ba ma ai f_n
mm
(zc)
A
(b_{n+1}) bai b_n
b_{n-4} zc zc
D
ma ai (ba)
f_{n-4} ba f_n
mm
zc
B
bai
b_{n-4} b_n
(zc) zc
E
b_{n-4} bai b_n
zc
C
bai
b_n
b_{n-4} zc zc
F
100 µ

Fig. 21

relativement tardive lors de la phase végétative, *apparaissent* maintenant *précocement* (elle était d'autant plus tardive que la plante était plus jeune ; sur la figure 1, pl. VIII, qui représente un apex au début de la phase végétative d'élongation, on peut voir un bourgeon *b. a.* en début de formation à l'aisselle de f_{n-4} qui est une ébauche déjà évoluée).

Les relevés de mitoses montrent une activité mitotique accrue au niveau du méristème d'attente (mitoses anticlines), mais elle semble prédominante dans l'anneau initial (fig. 21, B). Au-dessus du bourgeon axillaire en formation on peut observer des mitoses exclusivement anticlines ; doivent-elles être considérées comme des mitoses de régénération ? Dans ce cas la régénération s'accomplirait donc au-dessus de la zone qui donnera le bourgeon alors que pendant la phase végétative elle s'effectuait directement à l'aisselle d'un primordium ou d'une jeune ébauche (voir *a. i.* sur la fig. 21, A).

C. — La phase inflorescentielle

Durant cette phase l'apex édifie, à un *rythme très accéléré,* de 10 à 15 bractées avec leurs bourgeons axillaires. Nous avons vu qu'au cours de la phase végétative d'élongation le rythme de formation des feuilles s'accélérait déjà : alors que les 15 premières feuilles formées durant la phase en rosette naissaient en 3 mois environ, les 25 à 30 suivantes étaient édifiées à un rythme progressivement croissant en 2 à 3 mois. Durant la phase inflorescentielle ce rythme s'accélère encore davantage : 10 à 15 bractées sont formées en 2 semaines environ.

L'évolution du méristème apical durant cette phase est marquée par un certain nombre de transformations (J. Bonnand, 1959 b) que nous nous bornerons pour le moment à *décrire.* Une interprétation du fonctionnement apical sera donnée à la fin de ce travail après examen et comparaison des autres espèces étudiées. Pour cette raison, il ne sera fait appel, pour l'instant, qu'à des termes purement descriptifs, et n'impliquant aucune interprétation de fonctionnement.

1° *Début de la phase inflorescentielle*

Celui-ci est marqué par un *bombement plus prononcé de l'apex* ainsi que par *la disparition de la zonation.* Cette disparition peut être constatée

---

Fig. 21. — Superpositions de relevés de mitoses de 7 coupes longitudinales axiales. A, phase végétative ; B, fin de la phase végétative ; C, première moitié de la phase inflorescentielle ; D, seconde moitié de la phase inflorescentielle ; E et F, fin de la phase inflorescentielle. Ces stades correspondent respectivement à ceux représentés pl. VIII, 1, 2 et 3 et pl. IX, 1, 2 et 3.

m. a., méristème d'attente ; *a. i.*, anneau initial ; *b. a.*, bourgeon axillaire végétatif ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel ; *m. m.*, méristème médullaire.

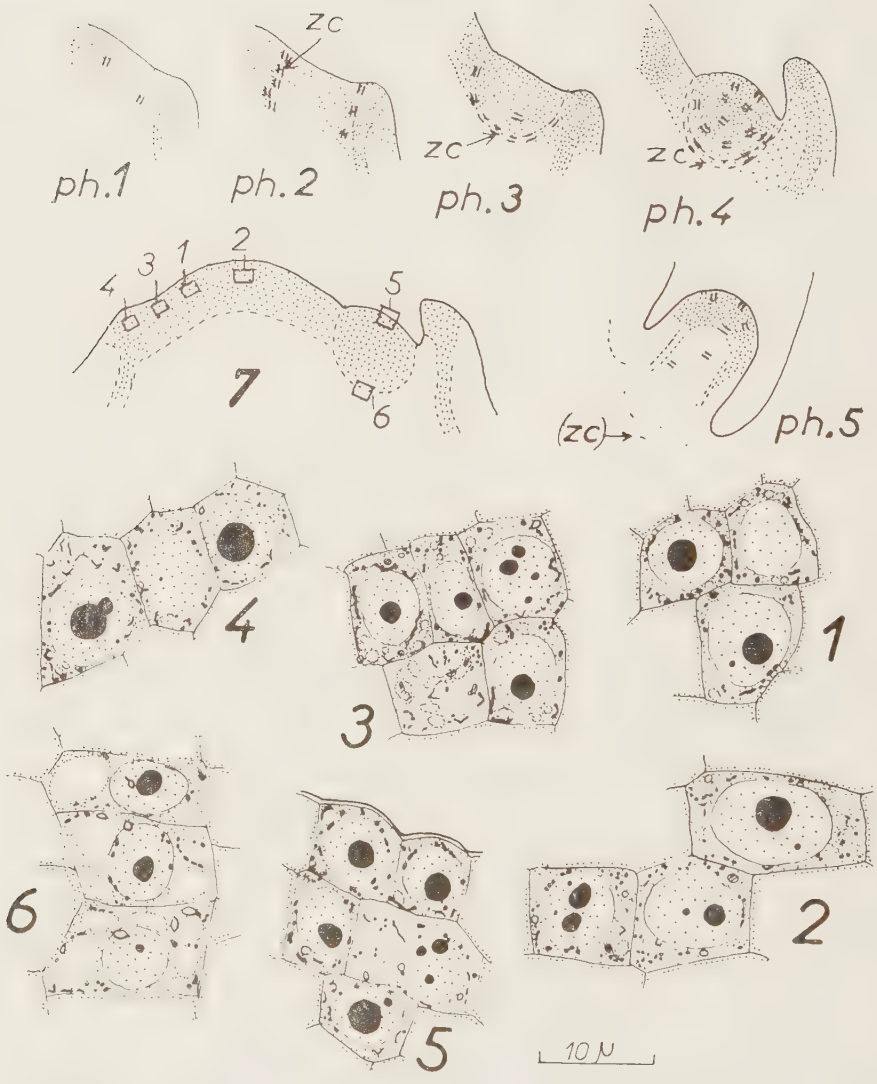


Fig. 22. — Schémas du haut, *ph. 1* à *ph. 5*, différentes phases de l'évolution du bourgeon axillaire inflorescentiel depuis son apparition jusqu'au début de son organogenèse. Les traits parallèles indiquent l'orientation des mitoses.

En bas, de 1 à 6, étude cytologique des différents territoires d'un apex de *N. tabacum* fixé au cours de la première moitié de la phase inflorescentielle (voir la localisation de ces territoires sur le schéma 7). (Regaud, hématoxyline).

aussi bien sur les coupes colorées à l'hématoxyline (Navachine) que sur celles colorées au vert de méthyle-pyronine. L'étude cytologique y révèle un état méristématique uniforme, la région centrale ayant acquis un état méristématique sensiblement identique à celui des régions latérales. On n'observe pas, par contre, de modifications au niveau du méristème médullaire.

La figure 3, Pl. VIII, représente un apex fixé au cours de la première moitié de la phase inflorescentielle (b_n représente approximativement la 6e bractée). Le bombement de l'apex est déjà assez accentué et son diamètre a un peu diminué (440 μ du primordium naissant b_n au bourgeon de b_{n-4}). La coloration au vert de méthyle-pyronine montre une répartition uniforme de l'acide ribonucléique. L'étude cytologique d'un échantillon prélevé au même stade (fig. 22, 7) montre que l'état cytologique des cellules de la région latérale (en 1) située juste au-dessus du bourgeon axillaire en formation (voir plus loin) (en 3) est sensiblement le même que celui des cellules de la région centrale (en 2) ; les vacuoles y sont très réduites, le chondriome pulvérulent, et le diamètre nucléolaire, lorsque le nucléole est unique, sensiblement identique (d = 2,5 μ environ).

Les relevés de mitoses révèlent comme pour le stade précédemment décrit (fig. 21, B) une activité accrue dans la région centrale (mitoses anticlines), mais elle reste prédominante dans les régions latérales (fig. 21, C). Egalement comme au stade précédent, on observe des mitoses exclusivement anticlines dans la région située immédiatement au-dessus du bourgeon axillaire en formation (*b. a. i.*) à l'aisselle de b_n, alors que sur le flanc opposé on peut observer des mitoses anticlines et périclines.

Cependant il faut noter que dans certains cas il ne semble pas que l'on puisse déceler une prédominance de l'activité mitotique dans les régions latérales, les mitoses étant réparties de façon sensiblement uniforme dans tout l'apex.

Si l'on observe les bourgeons axillaires (Pl. VIII, fig. 3), on voit que la bractée b_n à l'état de primordium naissant, axille un bourgeon *b. a. i.* en début de formation (une étude précise de la formation des bourgeons sera faite plus loin) ; b_{n-4} axille un bourgeon volumineux fortement saillant, l'activité mitotique y est intense (fig. 21, C). La comparaison avec le bourgeon de f_{n-4} du stade précédent (Pl. VIII, fig. 2) montre que ce dernier, bien que délimité par une zone en coquille (*z. c.*) et déjà dédifférencié, est encore inactif (fig. 21, B) et n'a pas émergé (ou à peine). *Le développement des bourgeons est donc maintenant plus précoce.* Ce fait peut être également observé sur les dessins des figures 2 *bis* et 3 *bis*, Pl. VIII : en 2 *bis*, un bourgeon *b. a.* est visible à l'aisselle de f_{n-6}, en 3 *bis* un bourgeon *b. a. i.* est déjà nettement visible à l'aisselle de b_{n-2}.

Ces bourgeons donneront chacun une inflorescence latérale (*b. a. i.* = bourgeon axillaire inflorescentiel) : petite grappe de cymes, ou cyme

bipare ou unipare pour celui de b_{n-4} (base de l'inflorescence principale) et, certainement, cyme unipare pour celui de b_n.

2° *Seconde moitié et fin de la phase inflorescentielle*

Durant cette période s'édifient les 6 à 8 dernières bractées dont les bourgeons axillaires donneront les cymes unipares du sommet de la portion *a* représentée figure 14. Nous avons vu que ces cymes ont pour caractéristique de rester groupées autour de la fleur terminale, pratiquement insérées à un même niveau, les entre-nœuds n'ayant subi aucun allongement ; les bractées sont « déportées » sur leurs cymes axillaires.

La *convexité* de l'apex *augmente* encore durant cette période en même temps que *son diamètre diminue progressivement*. Les bourgeons qui prennent naissance ont d'emblée une taille plus importante et se développent rapidement.

La figure 1, Pl. IX, représente un apex fixé au cours de la seconde moitié de la phase inflorescentielle. On peut remarquer *sa zonation très évidente* : on observe, contrastant avec la région centrale, deux zones latérales fortement colorées par le vert de méthyle-pyronine, l'une située au-dessus du bourgeon en formation *b. a. i.* (noter l'importance du volume de ce dernier), l'autre située sur le flanc opposé et correspondant au bord de la bractée b_{n+1} du segment de laquelle on peut remarquer *la parenchymatisation très précoce*. Ce dernier fait est très vraisemblablement en rapport avec *l'absence d'élongation des entre-nœuds à ce niveau* (de même, nous avions remarqué lors de la phase végétative en rosette, une parenchymatisation rapide des segments foliaires).

Les relevés de mitoses (fig. 21, D) montrent une activité mitotique prédominante au niveau de ces deux zones latérales ; quelques mitoses sont observées dans la région centrale. (Noter en passant l'absence totale de mitoses à l'intérieur de *b. a. i.* ; le bourgeon de b_{n-4} a commencé à s'activer).

On peut remarquer d'autre part sa taille réduite par rapport à celle de l'échantillon précédent (365 μ de b_n au bourgeon de b_{n-4}, au lieu de 440). Si l'observation d'un certain nombre d'échantillons nous a permis de conclure à une diminution progressive du diamètre de l'apex au cours de la phase inflorescentielle, l'apex étudié ici est certainement plus petit que la normale : il appartenait à un pied peu vigoureux dont l'organogenèse était sans doute ralentie (on peut en effet remarquer le grand développement de la bractée b_{n-4} qui semble indiquer un ralentissement des plastochrones).

Nous n'avons pu malheureusement fixer un échantillon bien développé, exactement au même stade que celui qui vient d'être examiné, ce qui aurait permis une comparaison utile. Ceux qui ont été observés correspondent à des stades un peu antérieurs ou un peu postérieurs. La zona-

tion nous a paru toujours beaucoup moins nette. L'activité mitotique cependant était le plus souvent principalement latérale. Dans tous les cas on observait un développement important des bourgeons axillaires et une parenchymatisation précoce des segments bractéaux.

La fin de la phase inflorescentielle est marquée par la formation de la dernière bractée qui précède celle du 1er sépale de la fleur terminale. Il semble qu'à ce moment il y ait un léger ralentissement du rythme organogène : en effet, ce stade est rencontré assez fréquemment alors que les stades antérieurs sont plus difficiles à saisir. L'apex a alors une taille très réduite et les bourgeons axillaires de b_{n-1}, b_{n-2}, etc... sont déjà bien développés (Pl. IX, fig. 2 *bis*).

En coupe longitudinale on peut reconnaître ce stade par le fait que l'axe du méristème apical est déjeté sur le côté (1) : il va donner la fleur terminale qui, à l'état adulte, est effectivement déjetée latéralement (voir Pl. VII, fig. 2 et 3).

Les figures 2 et 3, Pl. IX, représentent deux stades successifs avant l'apparition du premier sépale. A ce stade la zonation est assez nette et l'activité mitotique essentiellement latérale : observer les mitoses anticlines au-dessus de *b. a. i.* fig. 21, E et F et la disposition des cellules provenant de cette activité anticline au-dessus de *b. a. i.* Pl. IX, fig. 3.

Le dernier bourgeon *b. a. i.* s'individualise rapidement ; lorsque naît le premier sépale S_1 (Pl. IX, fig. 4 et 4 *bis*), il est déjà un volumineux primordium et le bourgeon de b_{n-4} a déjà commencé à s'organiser en cyme et à s'allonger.

D. — Résumé des observations faites au niveau du méristème apical lors des phases végétative et inflorescentielle

Le méristème apical du *N. tabacum* est l'objet, tout au long des phases végétative et inflorescentielle, d'un certain nombre de transformations que nous résumerons ainsi :

1°) *Sa taille* (diamètre), très réduite dans les premiers stades de la phase végétative, ne cesse *d'augmenter* au fur et à mesure que naissent les feuilles jusqu'à un maximum qui est atteint à la fin de la phase végétative. A partir de ce moment, et pendant toute la durée de la phase inflorescentielle, elle ne cesse de *décroître*. La fleur terminale utilise pour sa formation la totalité du méristème apical, à ce moment très réduit.

(1) Ce déjettement est probablement dû à l'importance du bourgeon axillaire de la dernière bractée. A des stades un peu antérieurs à celui-ci on peut également observer un déjettement du méristème apical (les bourgeons des bractées précédentes étant, eux aussi, volumineux dès leur naissance), mais il est beaucoup plus faible.

2°) *Sa forme* : L'apex végétatif figure une aire plane ou légèrement convexe. Le passage à la phase inflorescentielle est marqué par une *accentuation de sa courbure* qui augmente durant toute la durée de la phase inflorescentielle.

3°) *Le rythme de production des feuilles,* très lent durant la phase végétative en rosette *s'accélère progressivement* tout au long de la phase végétative d'élongation et de la phase inflorescentielle.

4°) *La formation et le développement des bourgeons axillaires,* relativement tardifs lors de la phase végétative (et principalement au début de cette phase), *s'accélèrent* beaucoup lors du passage à la phase inflorescentielle et pendant toute la durée de cette phase.

5°) *La zonation* se précise lors de la phase végétative en rosette et atteint un maximum de netteté dans la seconde moitié de cette phase. Elle s'atténue ensuite très légèrement au cours de la phase végétative d'élongation. A la fin de la phase végétative elle s'estompe beaucoup, puis disparaît complètement, dans tous les cas, lors de la *première* moitié de la phase inflorescentielle.

Au cours de la *seconde* moitié de la phase inflorescentielle les échantillons qu'il nous a été donné d'observer ont montré des aspects différents, suivant les individus, quant à la zonation. Celle-ci était le plus souvent très estompée, quelquefois même absente. Sur un échantillon nous avons pu observer une zonation très nette.

A la *fin* de la phase inflorescentielle la zonation était toujours assez nette.

6°) *L'activité mitotique* pendant la phase végétative est principalement latérale. Elle s'accentue au niveau du méristème d'attente à la fin de la phase végétative et pendant la phase inflorescentielle. Mais elle reste, en général, prédominante dans les régions latérales principalement au cours de la *seconde* moitié de la phase inflorescentielle. A la *fin* de la phase inflorescentielle elle est nettement latérale.

Ainsi que nous l'avons dit précédemment, une discussion sur l'interprétation à donner du fonctionnement apical durant la phase inflorescentielle sera faite plus loin. Mais nous pouvons dès maintenant poser la question et noter le problème qui se présente. Quelle est la signification des modifications observées lors du passage à l'inflorescence et principalement de la disparition de la zonation ? L'anneau initial continue-t-il à fonctionner pour former les bractées et leurs bourgeons ou s'épuise-t-il en même temps que disparaît la zonation ?

II. — Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels

Lorsque la fleur terminale qui clôt l'évolution du méristème apical se forme, les bourgeons axillaires inflorescentiels entrent en organogenèse. Mais avant de s'organiser chaque bourgeon traverse un certain nombre d'étapes que nous n'avons pu envisager lors de l'étude du méristème apical.

Nous étudierons donc d'abord les différentes phases qui caractérisent l'évolution d'un bourgeon axillaire inflorescentiel, puis, dans un second paragraphe, nous étudierons comment naissent et évoluent ces bourgeons les uns par rapport aux autres sur l'axe principal.

A. — Les différentes phases de l'évolution d'un bourgeon axillaire inflorescentiel

Les principales phases observées depuis *le début de l'apparition du bourgeon* jusqu'au *début de son organogenèse* sont les suivantes (J. Diomaiuto-Bonnand, 1964 b) :

Phase 1 (fig. 22, *ph. 1*) : phase de mise en place du bourgeon *par différenciation* des tissus situés à l'aisselle de la bractée. L'état méristématique y est en effet moins poussé (fig. 22, 3) que dans les deux régions qui le bordent (4 et 1) : les nucléoles y sont plus petits [d = 1,8 μ lorsque le nucléole est unique, au lieu de 3,15 μ (en 4) et 2,7 μ (en 1)], les vacuoles moins réduites et le chondriome moins fragmenté. La coloration au vert de méthyle-pyronine, plus faible que dans les territoires voisins, montre que l'acide ribonucléique s'y trouve en quantité moindre.

Le bourgeon apparaît alors sous la forme d'une zone claire à contour très flou. Son apparition est d'autant plus précoce que la bractée axillante considérée est située plus haut sur l'axe. A l'aisselle des dernières bractées cette zone apparaît pratiquement en même temps que la bractée dont l'état méristématique est nettement plus accentué que celui du bourgeon.

L'activité mitotique durant cette phase est très faible, on peut observer de temps en temps quelques mitoses anticlines d'élargissement. Dans certains cas cependant, notamment au *début* de la phase inflorescentielle où le bourgeon à sa naissance est peu développé, ces mitoses sont souvent plus nombreuses, il en résulte une disposition régulière des cellules (cf. Philipson, 1948 a) (Pl. VIII, fig. 3, *b. a. i.*). Vers la fin de la phase inflorescentielle chaque bourgeon, au contraire, a d'emblée une taille importante (la différenciation atteignant une plus grande masse de tissu) ; les cellules s'y divisant peu ne présentent pas, en général, de forme ni de disposition particulières.

Phase 2 (fig. 22, *ph.* 2) : phase de début d'individualisation du bourgeon. Durant cette phase l'état méristématique du bourgeon est sensiblement le même que lors de la phase précédente, avec tendance toutefois à une *différenciation un peu plus poussée.* Sur les coupes colorées au vert de méthyle-pyronine, le bourgeon apparaît sous la forme d'une zone plus claire que précédemment à l'aisselle de la bractée qui se trouve sous forme de primordium plus ou moins évolué suivant le numéro de la bractée considérée.

Mais ses limites commencent à s'indiquer : en effet, si l'observation d'une seule coupe ne montre pas encore de zone nette cernant le bourgeon, *les relevés de mitoses sur plusieurs coupes consécutives montrent qu'une limite est en train de se constituer de part et d'autre de celui-ci.* On observe en effet sur les *bords latéraux* du bourgeon *des mitoses anticlines alignées, très nettement localisées.* Elles sont nombreuses du côté du méristème apical, elles le sont moins du côté de la bractée où elles sont situées sur le bord du cordon procambial. Un exemple de *début* de *phase 2* est donné par la figure 21, E (*b. a. i.*) ; la figure 21, F (*b. a i.*) représente une *fin* de *phase 2.* Nous aurons l'occasion de rencontrer des exemples très nets de *phase 2* en étudiant le *N. rustica* (voir par exemple les figures 30, A, *b. a. i.* et 31, A, a_2). Nous pourrons voir en effet que ces différentes phases peuvent être observées quelle que soit l'espèce de *Nicotiana* étudiée.

Ainsi commence à s'édifier la *zone en coquille z. c.* Dans la partie inférieure du bourgeon des mitoses périclines peuvent être également observées, mais elles sont rares. On peut donc considérer que la *zone en coquille s'établit d'abord sur les bords latéraux du bourgeon.* Ce n'est que très rarement qu'elle s'édifie d'emblée sur tout son pourtour (voir par exemple la figure 21, D, *b. a. i.*) (1).

A l'intérieur du bourgeon l'activité mitotique est toujours très réduite. Lorsqu'on observe des mitoses, ce sont surtout des mitoses anticlines d'élargissement. Les mitoses périclines sont encore extrêmement rares à ce stade ; l'étude de l'orientation des parois cellulaires montre toutefois qu'il s'en produit ; elles peuvent être observées dans les assises sous-jacentes aux deux assises externes.

Il faut souligner ici *l'importance* du bourgeon qui prend naissance. Ceci est lié au fait que le bourgeon donnera non pas une fleur comme dans une grappe simple, mais une *inflorescence.* On peut en effet compter, lors de l'individualisation du bourgeon, 8 à 10 cellules dans le sens de la plus petite largeur (plan passant par la bractée) presque le double dans

(1) La zone en coquille s'établit de façon variable suivant les espèces : elle peut délimiter le bourgeon axillaire d'abord du côté du méristème apical puis l'entourer peu à peu complètement (Schmidt, 1924) ; ou l'entourer d'emblée complètement (R. Phelouzat, 1963, p. 246) ; ou le cerner seulement du côté du méristème apical (P. Vescovi, 1960 ; 1964, p. 178).

le sens de la plus grande largeur et en hauteur 6 à 8 rangées cellulaires. Alors que dans un jeune bourgeon (à un stade à peu près identique) qui donnera une fleur, le nombre des cellules est en général réduit : ainsi par exemple chez le *Reseda lutea* L. étudié par G. Bersillon (1958 b), on peut compter, sur les photographies données par l'auteur, 4 à 5 cellules dans le sens de la largeur et 3 à 4 rangées cellulaires dans le sens de la hauteur ; de même chez l'*Agrimonia eupatoria* L. observée par R. Phelouzat (1963), on peut compter 3 cellules dans le sens de la largeur et 3 ou 4 rangées cellulaires dans le sens de la hauteur. Les différences sont donc importantes.

Phase 3 (fig. 22, *ph. 3*) : phase d'individualisation. Pendant cette phase, des mitoses obliques et périclines finissent de délimiter le bourgeon dans sa partie *inférieure* : *la zone en coquille s'achève.*

En même temps l'état méristématique du bourgeon s'accentue, on observe en effet une *dédifférenciation* marquée surtout par une réduction du volume des vacuoles et une augmentation des diamètres nucléolaires. *La teneur des cellules en acide ribonucléique augmente.* L'activité mitotique s'accroît, mais très peu ; les mitoses qui peuvent être observées sont encore des mitoses anticlines. Comme pour la phase précédente, une activité péricline très réduite peut être déduite de l'orientation des parois cellulaires dans les assises sous-jacentes aux deux assises superficielles. [Nous ne pouvons observer une telle phase sur les planches se rapportant au *N. tabacum*, mais on peut la voir par exemple sur la figure 1, Pl. XIII (bourgeon de b_{n-4}) (voir cf. la fig. 28, E) se rapportant au *N. rustica*].

Durant cette période caractérisée, outre l'achèvement de la zone en coquille, par la dédifférenciation, l'activité mitotique est donc réduite ; *la dédifférenciation précède donc* (mais de peu) *la phase active du bourgeon.* M. Champagnat (1954 *a*) fait une remarque approchante à propos des bourgeons axillaires surnuméraires végétatifs du *Chænorrhinum minus*, où « les processus de dédifférenciation précèdent largement les premières mitoses » ; au contraire, chez le *Linaria triphylla* (au niveau des bourgeons hypocotylaires), les cloisonnements s'observent bien avant la dédifférenciation (M. Champagnat, 1951). De même, chez les *Chænorrhinum* (M. Champagnat, 1954 *b*), la formation de la zone en coquille des bourgeons végétatifs ou floraux est précoce : elle précède l'activité mitotique périclinale à l'intérieur du bourgeon ; elle est également précoce au niveau des bourgeons floraux du *Lathyrus aphaca* ainsi que l'observe P. Vescovi (1960, 1964).

Phase 4 (fig. 22, *ph. 4*) : phase active du bourgeon. Durant cette phase la *dédifférenciation s'accentue* (gros nucléoles de 2,5 μ à 3 μ de diamètre,

vacuoles très réduites, fig. 22, *5*) et *l'activité mitotique s'intensifie* très nettement : les mitoses périclines deviennent nombreuses dans toute la masse du bourgeon sous-jacente aux deux assises superficielles au niveau desquelles on observe uniquement des mitoses anticlines (fig. 21, C, voir le bourgeon de b_{n-4} et sa photographie Pl. VIII, fig. 3). Cette activité mitotique s'accompagne d'un bombement plus ou moins prononcé : on assiste ainsi au *début du développement.* Le bourgeon se présente alors sous la forme d'un *primordium homogène,* aussi bien morphologiquement (il est uniformément saillant) que *cytologiquement* (on ne distingue aucune zonation, quel que soit le plan de coupe). Une telle phase de « gonflement » avant l'entrée en organogenèse du bourgeon a été remarquée par R. Phelouzat (1963) au niveau du bourgeon floral de l'*Agrimonia eupatoria.*

C'est seulement à la *base* du bourgeon (juste au-dessus de la zone en coquille) qu'on observe un début de différenciation et d'allongement cellulaire. *La zone en coquille s'épaissit peu à peu* (les mitoses se poursuivant à son niveau) *en même temps qu'elle commence à se parenchymatiser* (principalement dans la partie inférieure du bourgeon) (fig. 22, *6*).

On peut d'autre part remarquer que c'est lors de cette *phase 4* (ou fin de la *phase 3*), c'est-à-dire lors de la *dédifférenciation* et de *l'activation* du bourgeon, que les tissus voisins bordant latéralement celui-ci, jusqu'alors plus méristématiques que le bourgeon, *commencent à se différencier* (comparer les schémas *ph. 1* à *ph. 4*, fig. 22).

A la fin de la *phase 4* (le bourgeon ne montre encore aucun signe d'organogenèse), la zone en coquille est toujours bien visible et les cellules au-dessus d'elles sont déjà assez différenciées.

Phase 5 (fig. 22, *ph. 5*) : cette phase marque le début de l'organogenèse ; le bourgeon donnera, suivant le niveau considéré, soit une grappe de cymes, soit une cyme. *L'allongement* devient très sensible et la *zone en coquille, alors très épaissie, commence à s'estomper.*

En résumé, le bourgeon axillaire inflorescentiel apparaît par suite d'une *différenciation* des cellules situées à l'aisselle de la bractée en formation. Le bourgeon est très rapidement cerné par une *zone en coquille* qui s'édifie d'abord sur ses *bords latéraux.* L'achèvement de la zone en coquille, plus tardif, s'accomplit lors de la *dédifférenciation* du bourgeon, laquelle précède quelque peu, en général, son entrée en activité.

Le début d'individualisation du bourgeon, marqué par le début de la formation de la zone en coquille, est donc précoce, puisqu'il a lieu avant sa dédifférenciation et son entrée en activité (1).

(1) Voir également les bourgeons de la cyme unipare scorpioïde.

L'entrée en organogenèse est précédée d'une *phase active* du bourgeon au cours de laquelle celui-ci *accroit son volume* tout en conservant une *structure homogène.*

En même temps que l'allongement, qui accompagne l'entrée en organogenèse, s'effectue, la zone en coquille s'estompe.

Remarque.

La *dédifférenciation* au niveau des méristèmes axillaires succédant à une *différenciation* paraît être un fait général, qu'il s'agisse de bourgeons végétatifs précoces ou tardifs ou de bourgeons floraux ou inflorescentiels le plus souvent extrêmement précoces.

Ce fait a été montré par R. Buvat (1952) chez le *Cheiranthus cheiri,* dont les bourgeons végétatifs, malgré la précocité de leur apparition, se forment à partir de cellules déjà différenciées et qui se dédifférencient ensuite pour constituer le méristème axillaire. Un phénomène identique a été observé au niveau de bourgeons *précoces* par H. Camefort (1956), A. Lance (1957 b), M. Hadj Moustapha (1959), A. Favard (1960 et 1963), R. Phelouzat (1963). Dans tous ces cas, la dédifférenciation est peu prononcée, alors qu'au niveau de bourgeons *tardifs,* se formant à partir de cellules très différenciées, une dédifférenciation importante doit s'effectuer (G. P. Majumdar, 1942 ;...).

B. — Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons inflorescentiels sur l'axe principal

Cette étude s'imposait. En effet, l'observation du mode de *floraison* sur un pied normalement développé montrait les faits suivants (Pl. VII, fig. 2).

La *fleur terminale FL. T.* est la *première épanouie* (cf. Danert, 1958), ce qui paraît normal étant donné, ainsi que nous l'avons vu, qu'elle est la *première formée.*

Ensuite s'épanouissent *simultanément* les premières fleurs de toutes les cymes unipares axillaires (partie *a*) (sur la photographie, chaque bouton floral représente la première fleur de chaque cyme), puis postérieurement, avec un retard plus ou moins prononcé, et dans un ordre *basipète,* les premières fleurs des cymes bipares, lorsqu'il s'en trouve, et les fleurs terminales des petites grappes de cymes (souvent il n'y en a qu'une seule) de la partie basale de l'inflorescence (partie *b*).

Le problème se posait donc de savoir dans quel ordre s'initient et se développent les bourgeons qui donneront ces inflorescences axillaires.

D'autre part, il était intéressant de constater que sur une inflorescence *chétive, la floraison s'effectue différemment.* En effet, si la fleur termi-

nale est bien toujours la première épanouie (Pl. VII, fig. 3, *FL. T.*), toutes les inflorescences axillaires (qui se trouvent en nombre réduit) s'épanouissent dans un ordre *basipète.*

Il était donc nécessaire de savoir dans quel ordre s'initient et se développent les bourgeons sur de telles inflorescences chétives et de comparer les faits avec ceux observés sur une inflorescence normalement développée.

Nous examinerons d'abord les pieds *normalement développés.*

Pour cette étude nous observerons d'abord la base de l'inflorescence (là où nous avons vu une floraison basipète), puis les parties moyenne et supérieure (caractérisées par une floraison simultanée).

1° — *Base de l'inflorescence*

L'étude d'un apex prélevé au début de la phase inflorescentielle (il est par conséquent en train de construire la base de l'inflorescence) (Stade intermédiaire, non représenté, entre celui de la figure 2 et celui de la figure 3, Pl. VIII) montre un *ordre d'initiation* des bourgeons nettement *acropète* ainsi que *le début du développement,* les bourgeons se développant (jusqu'au stade de primordium homogène — *phase 4*) dans l'ordre de leur formation.

L'initiation et le début du développement des bourgeons de la base de l'inflorescence sont donc acropètes.

A un stade plus âgé, lorsque les sépales de la fleur terminale *FL. T.* de la grappe principale sont ébauchés, les bourgeons de la base de l'inflorescence entrent en organogenèse. La figure 23, A représente les inflorescences axillaires d'une grappe dont la fleur terminale a ses sépales ébauchés, les pétales et les étamines étant sous forme de jeunes primordiums. L'observation de cette figure montre que les trois bourgeons du bas (b_{n-9}, b_{n-8}, b_{n-7}) (1) sont d'autant plus développés qu'ils sont situés plus haut. En effet, la fleur terminale *fl. t.* de la petite grappe de 3 cymes (celles-ci sont sous forme de bourgeons homogènes) à l'aisselle de b_{n-9} est à l'état de très jeune ébauche, alors que la fleur *1* de la cyme bipare susjacente (b_{n-8}) (α_1 axille un bourgeon très réduit non visible ici) est plus évoluée (les 5 sépales sont formés). Cela peut paraître logique étant donné que le bourgeon de b_{n-9} a dû d'abord former 3 bractées (*1, 2* et *3*) au lieu de 2 (α_1 et β_1) pour le bourgeon de b_{n-8}, mais nous verrons à propos du *N. rustica* qu'il n'en est pas toujours ainsi. De même la cyme de b_{n-8} est

(1) Les bourgeons situés plus bas, à l'aisselle de b_{n-10} etc... sont végétatifs. Le nombre de bractées sur cet échantillon est inférieur à celui de l'inflorescence schématisée figure 14, A.

un peu moins évoluée que celle de b_{n-7} (regarder la fleur *1* et le bourgeon de β_1).

Le développement des bourgeons dans la région basale de l'inflorescence, après une courte phase acropète, est donc devenu basipète.

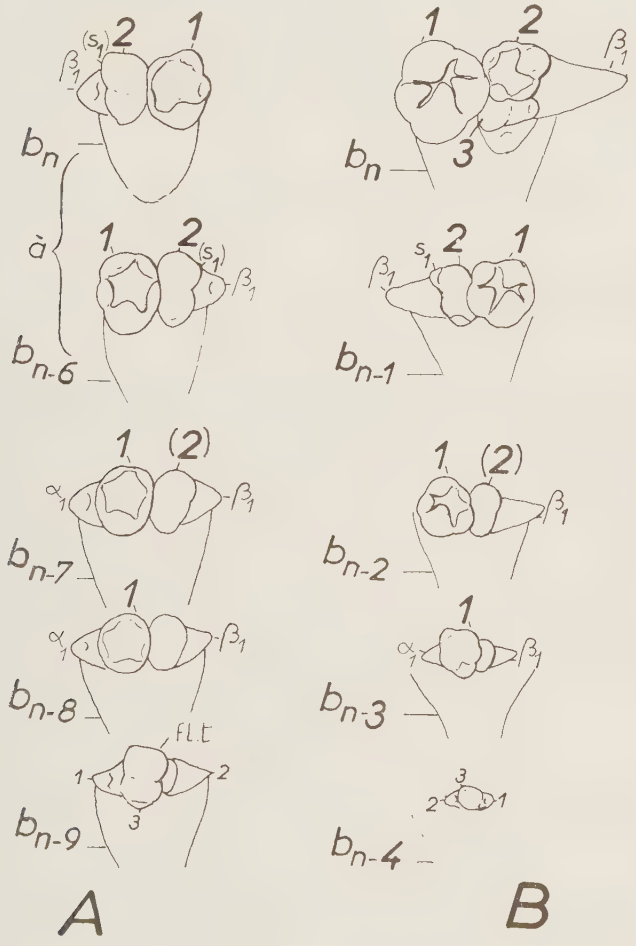


Fig. 23. — A — Observation, sous la loupe binoculaire, des inflorescences axillaires d'un pied normalement développé. Développement simultané de b_n à b_{n-6}, basipète de b_{n-7} à b_{n-9}.

B — Observation des inflorescences axillaires d'un pied chétif. Leur nombre est réduit (b_n à b_{n-3}) et leur développement est basipète.

b_n, dernière bractée axillante ; *1*, *2*, *3* fleurs de la cyme ; α et β, bractées de la cyme ; *fl. t.*, fleur terminale de grappe secondaire ; *1*, *2*, *3* (petits caractères), bractées de grappe secondaire ; S_1, premier sépale.

2° — *Parties moyenne et supérieure de l'inflorescence*

Les figures 3, Pl. VIII, 1, 2 et 3, Pl. IX, montrant des apex prélevés respectivement dans la première moitié, dans la seconde moitié et à la fin de la phase inflorescentielle montrent *un ordre d'initiation nettement acropète ainsi que le début du développement* (le bourgeon de b_{n-4} est en *phase 4*, celui de b_n en *phase 1 ou 2*).

L'initiation et le début du développement des bourgeons des parties moyenne et supérieure de l'inflorescence sont donc, comme dans la partie basale, acropètes.

L'observation d'un échantillon à un stade plus âgé (1er sépale de la fleur terminale) (Pl. IX, fig. 4 *bis*) montre que les bourgeons à l'aisselle de b_n, b_{n-1}, b_{n-2} sont sous forme de primordiums homogènes, ceux situés plus bas (b_{n-3}, b_{n-4}, etc...) ont déjà commencé à s'organiser en cymes. Le développement, à ce stade, est donc encore *acropète*, les premiers bourgeons présentant une certaine avance sur les derniers.

Un peu plus tard (Stade à 5 sépales de la fleur terminale), cette avance est perdue (fig. 23, A, b_n à b_{n-6}) : les *derniers bourgeons formés, bien que développés après les précédents, ont très vite « rattrapé » ceux-ci, par suite d'un développement plus rapide.* On voit en effet sur la figure 23, A que b_{n-6} axille une jeune cyme unipare dont 2 fleurs sont formées (*1* et 2), l'une à 5 sépales à l'état d'ébauches, l'autre un primordium de sépale (S_1). Si l'on observe la cyme à l'aisselle de b_n, on peut constater que son état de développement est tout à fait semblable. Il en est de même pour toutes les autres cymes (non représentées ici), situées entre b_n et b_{n-6}.

Toutes ces cymes se développent ensuite sensiblement en même temps pendant toute la vie de la plante, ce qui explique la *floraison simultanée* sur toute cette partie de l'inflorescence principale.

Dans les parties moyenne et supérieure de l'inflorescence principale le développement, d'abord acropète, devient donc bientôt simultané.

Remarque. — L'inflorescence du *N. tabacum* est à rapprocher, par certains traits, de celle de l'*Aquilegia vulgaris* (grappe de cymes). G. Bersillon (1958 *a*) distingue 2 parties : un « système primaire » (partie supérieure) caractérisé par un ordre de formation des fleurs *acropète* ainsi que l'ordre d'épanouissement et un « système secondaire » (partie inférieure) caractérisé par un ordre *basipète*. Ces deux systèmes sont constitués uniquement de cymes axillaires.

Chez le *N. tabacum* les deux parties qui correspondent à deux modes de développement différents (simultané et basipète), ne sont pas morphologiquement identiques. Ces deux parties correspondent, en gros, aux parties *a* et *b* qui ont été décrites lors de l'étude morphologique (fig. 14).

Mais il faut noter toutefois que la limite n'est pas toujours bien définie. Ainsi la partie inférieure de la portion *a* (cymes unipares) peut se trouver située dans la région caractérisée par un développement basipète. Inversement la partie supérieure de la portion *b* peut se trouver située dans la région caractérisée par un développement simultané.

Toutes les observations qui viennent d'être faites se rapportant à des pieds normalement développés, il était intéressant de les comparer avec celles faites sur des pieds *chétifs,* caractérisés, ainsi que nous l'avons dit, par une *floraison basipète* sur toute la hauteur de l'inflorescence.

3° — *Observations faites sur des pieds chétifs*

a) *Ordre d'initiation des bourgeons.*

Nous n'avons pas observé de différence à propos du sens d'initiation des bourgeons entre inflorescence vigoureuse et inflorescence chétive. Celui-ci est toujours *acropète,* quelle que soit la vigueur de la plante et quelle que soit d'autre part la partie considérée. Il faut également noter que l'initiation acropète s'accompagne toujours d'un *début* de *développement acropète.* Ce fait peut être vérifié par exemple sur la figure 1 de la Planche IX qui représente un apex chétif au cours de la seconde moitié de la phase inflorescentielle.

b) *Ordre de développement.*

La figure 23, B, représente l'état de développement des différentes inflorescences axillaires sur un pied chétif dont la fleur terminale de la grappe principale est formée. (Stade postérieur à celui de la figure 23, A, les différentes pièces de la fleur étant à l'état de jeunes ébauches.)

Deux faits principaux sont observés :

1°) *Le nombre des inflorescences axillaires est réduit* (seulement 4 : b_n à b_{n-3}).

2°) *Ces inflorescences sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus haut sur l'axe principal :*

— b_{n-4} axille un très jeune bourgeon dont l'apex, légèrement bombé, a formé 2 ébauches et un primordium (de bractées ou de feuilles ? — à ce stade on ne peut savoir si le bourgeon est purement inflorescentiel ou s'il passera par une phase végétative avant de former une inflorescence).

— b_{n-3} axille une cyme unipare (α_1 est stérile, on ne voit aucun bourgeon à son aisselle). La fleur *1* a 5 sépales formés, sous forme de primordiums.

Toutes les bractées sus-jacentes axillent également une cyme unipare (sans bractée stérile) :

— A l'aisselle de b_{n-2}, la fleur *1* est plus avancée que celle de la cyme sous-jacente, la fleur 2 est sous forme de primordium à peine saillant.

— A l'aisselle de b_{n-1}, 2 fleurs sont formées (la 2e a un sépale S_1).

— A l'aisselle de b_n, 3 fleurs sont formées (la 3e est à l'état de jeune primordium).

Sur un pied chétif le développement des inflorescences axillaires devient donc rapidement basipète sur toute la hauteur de l'inflorescence. On ne peut plus distinguer les deux zones observées sur une inflorescence vigoureuse caractérisée par deux modes de développement différents : cymes unipares, cymes bipares et grappes de cymes se développent dans l'ordre descendant.

Le mode de développement basipète est observé durant toute la vie de la plante ce qui explique la floraison *basipète.*

Remarque. Il faut noter que, très souvent, les inflorescences axillaires de la partie *b* (cymes bipares et grappes de cymes) ne se développent pas ou même ne se forment pas sur une inflorescence chétive : la partie *a* (cymes unipares) est alors immédiatement sus-jacente à la partie végétative de la plante.

4° — L'ensemble des observations faites à propos du sens d'initiation et de développement des bourgeons axillaires inflorescentiels est résumé dans le tableau ci-contre :

	Grappe principale de pieds vigoureux		*Grappe principale de pieds chétifs*
	portion inférieure	*portions moyenne et supérieure*	
Initiation	acropète	acropète	acropète
Développement	acropète puis basipète	acropète puis simultané	acropète puis basipète
Floraison	basipète	simultanée	basipète

En conclusion, le mode *d'initiation* des bourgeons inflorescentiels est *toujours acropète,* quelle que soit la portion d'axe considérée et quelle que soit la vigueur de la plante.

Par contre, le sens de *développement* subit des variations :

a) sur une inflorescence vigoureuse, le développement, après une

courte phase acropète, devient *basipète* à la base de l'inflorescence, *simultané* dans les parties moyenne et supérieure ;

b) sur une inflorescence chétive, on ne peut plus distinguer ces deux zones : le développement est *basipète* sur toute la hauteur de l'inflorescence, ainsi que la floraison.

Les conditions de culture défavorables à la croissance de la plante ne modifient donc pas seulement la vigueur de celle-ci, mais perturbent également le mode de développement et de floraison. Seul le sens d'initiation est inchangé.

LE *NICOTIANA RUSTICA* L.

Chapitre I

ETUDE MORPHOLOGIQUE

I. — Morphologie générale

(Pl. X, Fig. 1)

Cette espèce, très probablement originaire d'Amérique du Nord (Th. H. Goodspeed, 1954), fut la première exportée en Europe pour la production du tabac (elle a été remplacée depuis par le *N. tabacum*). Sa tige, épaisse, de 1 m 50 de hauteur environ, porte une soixantaine de feuilles et bractées en disposition alterne : comme chez le *N. tabacum*, 2 *hélices* peuvent être tracées. Les entre-nœuds de la base de la tige ont une hauteur appréciable (il n'y a pas chez cette espèce, de phase en rosette). D'autre part, contrairement au *N. tabacum*, il n'y a pas de limite nette entre la partie végétative et la partie inflorescentielle, mais au contraire une *zone de transition très étendue*. Seuls en effet les 10 à 15 premiers bourgeons sont purement végétatifs ; à ces bourgeons succèdent, plus haut sur la tige, des rameaux se terminant par une inflorescence, rameaux dont le nombre de feuilles décroît très progressivement au fur et à mesure qu'ils sont situés plus haut, en même temps que l'importance de leur portion inflorescentielle augmente.

Ce n'est également que très progressivement que les formations axillantes, sous forme de larges feuilles dans les régions basale et moyenne de la tige, se réduisent plus haut à l'état de languettes. (Afin d'éviter toute confusion nous appellerons « bractée », sans tenir compte de la taille, toute formation axillant une *inflorescence* latérale.)

On peut remarquer que sur presque toute la hauteur de la tige (portion basale et portion sommitale exceptées) les rameaux secondaires ne sont pas situés à l'aisselle de leurs feuilles ou bractées axillantes, mais sont « emportés » sur l'axe principal sur une hauteur souvent importante (« Hypomérithalle » de F. Bugnon, 1956) (1) (voir *HP*, Pl. X, fig. 1).

(1) F. Bugnon définit ainsi l'hypomérithalle : « toute portion d'axe due à un accroissement intercalaire longitudinal affectant un territoire quelconque compris entre la limite supérieure d'insertion d'une ébauche foliaire et celle de ses formations axillaires ».

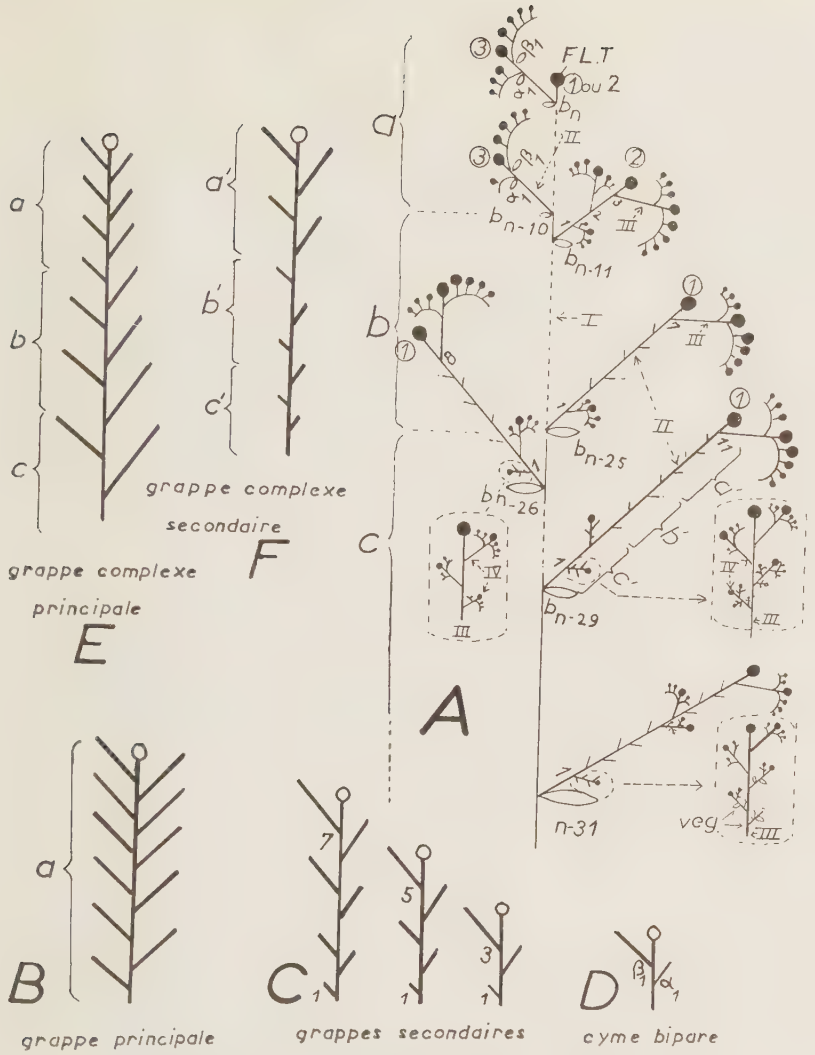


Fig. 24. — Etude morphologique de l'inflorescence du *N. rustica*.

A — Représentation très schématique de l'inflorescence. En *a*, les inflorescences axillaires sont des cymes ; en *b*, les inflorescences axillaires sont des grappes de cymes ; en *c*, les inflorescences axillaires sont des grappes complexes de cymes. Le passage à la partie purement végétative de la plante est très progressif : en *c* (pointillé) les rameaux axillaires passent par une courte phase végétative (vég.) avant de devenir inflorescentiels.

FL. T., fleur terminale de l'axe principal ; b_n, dernière bractée. Les chiffres encerclés indiquent l'ordre d'épanouissement. Pour simplifier le schéma, la plupart des bractées n'ont pas été représentées.

B, C et D — Schémas représentant respectivement la grappe principale de cymes (*a*) (les traits latéraux obliques représentent des cymes), les grappes secondaires de cymes, et la cyme bipare. Les grappes secondaires présentent des formes de transition entre la grappe principale et la cyme bipare.

E et F — Schémas représentant respectivement la grappe complexe principale (basitonie) et une grappe complexe latérale (acrotonie).

II. — Morphologie de l'inflorescence

A. — Organisation générale

L'ensemble de l'inflorescence est constitué de 20 à 30 inflorescences axillaires *disposées en grappe* sur l'axe principal : la disposition de leurs bractées axillantes (bractées b_n à b_{n-29} sur la figure 24, A) (1) est *alterne. Ces bractées peuvent être réparties sur deux hélices prolongeant les 2 hélices foliaires.* La développée dans un plan d'une partie de l'axe végétatif et de l'axe inflorescentiel sus-jacent (fig. 25) (2) montre que le passage à l'inflorescence (niveau approximatif : *n-30*) *n'est marqué par aucune variation phyllotaxique.* Il en était de même pour le *N. tabacum.*

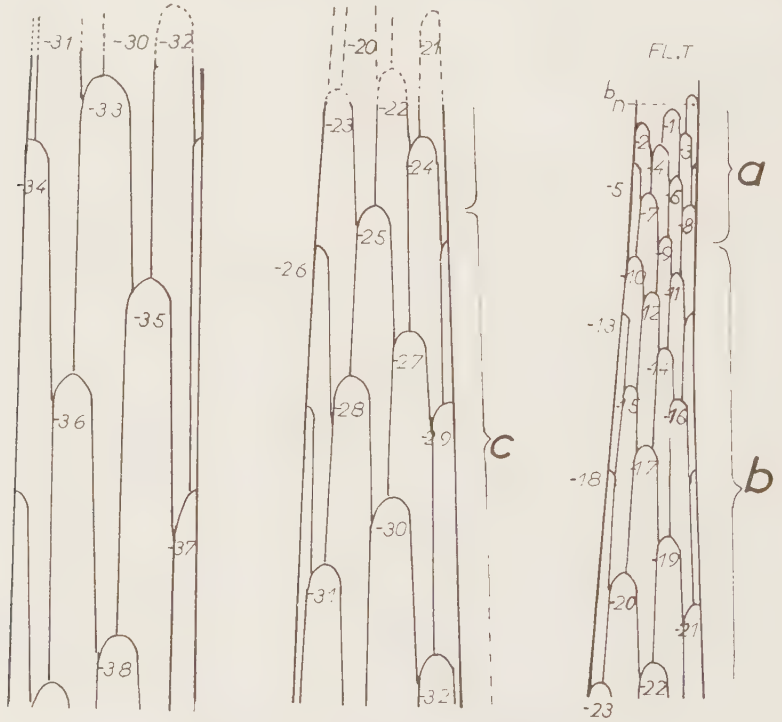


Fig. 25. — Développée de la tige du *N. rustica* : partie supérieure de la portion végétative et inflorescence (*c*, *b*, *a*) montrant la possibilité de tracer deux hélices.
FL. T., fleur terminale ; b_n, dernière bractée.

(1) Dans ce schéma nous n'avons pas tenu compte des « déplacements » des inflorescences axillaires sur l'axe principal.
(2) A cause du manque de place, seuls les numéros d'ordre des feuilles et des bractées ont été indiqués.

L'ensemble du système inflorescentiel peut se décomposer en trois parties (fig. 24, A).

1°) *Au sommet,* une région *a,* où les inflorescences axillaires (II) sont des cymes bipares : l'inflorescence est donc, dans cette partie, *une grappe de cymes bipares.* Cette grappe est terminée, car il y a une fleur terminale *FL. T.*

2°) Dans la région moyenne *b,* les inflorescences axillaires (II) sont des *grappes de cymes bipares* (comme sur l'axe principal, les bractées y ont une disposition alterne et elles peuvent être réparties sur deux hélices). L'inflorescence est donc, dans cette région, *une grappe de grappes de cymes.*

3°) Dans la région inférieure *c,* les inflorescences axillaires sont des *grappes complexes de cymes bipares* (= grappes de grappes ... de cymes bipares).

L'ensemble de l'inflorescence est donc une grappe *complexe* (= *grappe de grappes ... n fois) de cymes bipares.* (J. Diomaiuto-Bonnand, 1964 a).

Nous étudierons d'abord la cyme bipare, puis, dans le paragraphe suivant, les principales caractéristiques des groupements de cymes sur les trois parties principales *a, b, c* que nous venons de distinguer.

B. — La cyme bipare

1° — *Structure*

(Fig. 26)

Chez le *N. rustica,* la cyme est d'abord bipare : les bractées α_1 et β_1, toutes deux fertiles, axillant chacune une branche (fig. A). Mais dans la suite de sa ramification elle devient rapidement unipare : il ne se forme plus, sur chaque élément de chacune des branches, qu'une seule bractée fertile β, le passage à la cyme unipare se faisant par suite de l'avortement du bourgeon de α (α peut être présente à l'état stérile, mais le plus souvent elle est absente (1).

Ce fait est donc identique à celui observé pour le *N. glutinosa.* Comme chez le *N. glutinosa* également, la cyme peut être à nouveau bipare à un niveau quelconque : ainsi sur la figure B qui représente la branche axillée par β_1, elle est bipare en 5 par suite de l'adjonction, sur l'élément 5, d'une bractée *fertile* α_5 opposée et inférieure à la bractée β_5 (la branche

(1) Alors que chez certaines cymes, par exemple celles du *Ruta graveolens,* α est présente, à l'état stérile, à tous les niveaux de la ramification (d'ordre supérieur à 1) (G. Bersillon, 1956).

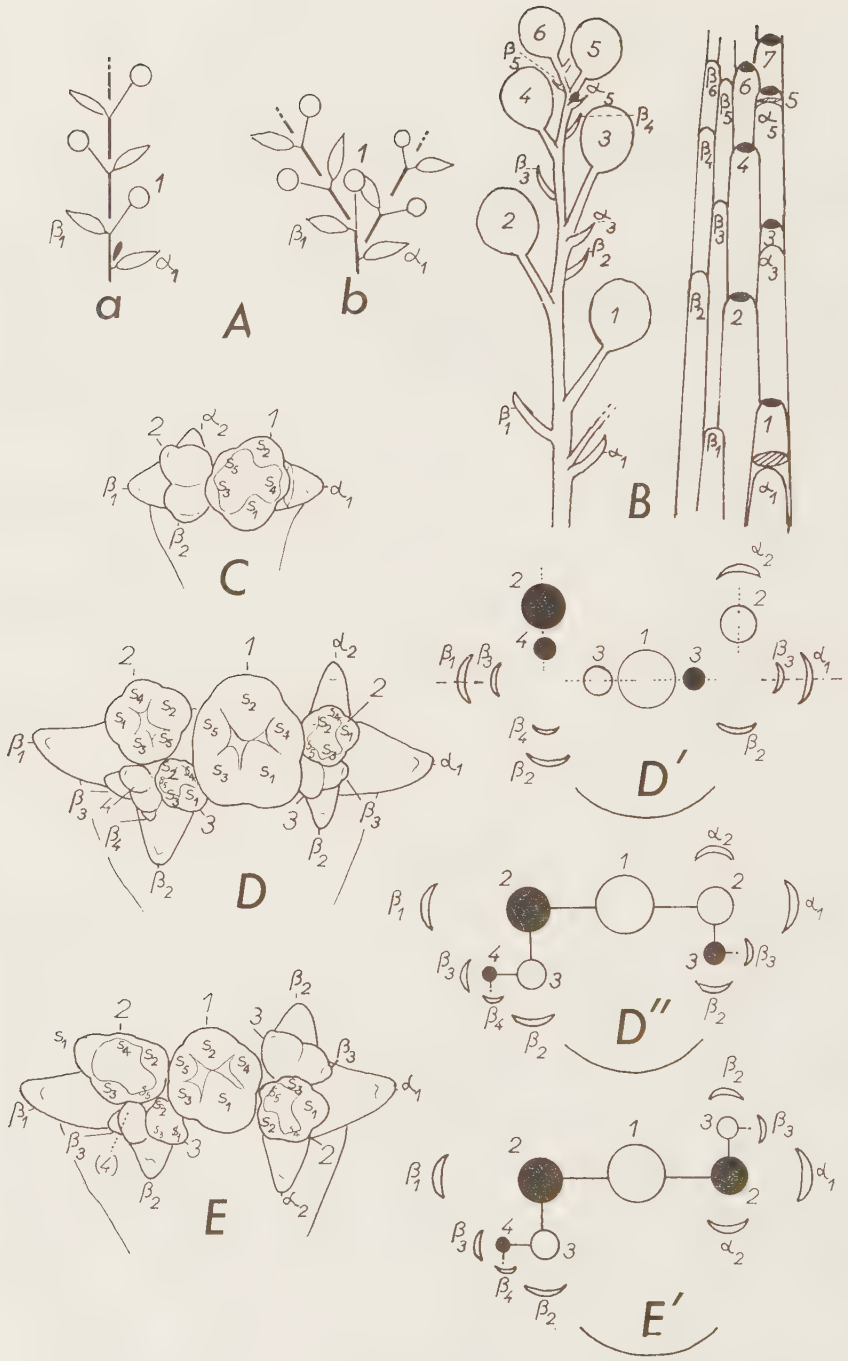


Fig. 26

axillée par α_5 est réduite à l'état de bourgeon). On peut remarquer également une bractée α_3 sous la fleur 3, mais celle-ci est stérile.

Les éléments successifs qui composent chaque branche de la cyme sont situés plus ou moins dans le prolongement les uns des autres, la fleur terminale de chacun des axes étant déjetée sur le côté (cf. S. Danert, 1958). L'ensemble constitue un sympode en forme de zig-zag peu accentué (B) comme chez le *N. tabacum* (alors que chez le *N. glutinosa,* l'axe adulte de la cyme est parfaitement rectiligne). Chaque bractée β est en général « déportée » sur son élément axillaire. Comme chez le *N. tabacum,* les bractées sont réduites à l'état de languettes et elles axillent, de façon constante, un bourgeon surnuméraire (non représenté sur la figure) qui évolue en cyme unipare ou bipare (alors que chez le *N. glutinosa* nous avons vu que les bourgeons surnuméraires, lorsqu'ils sont présents, sont végétatifs).

Chaque branche de la cyme bipare du *N. rustica* est donc une cyme unipare scorpioïde qui, par certains caractères, est à rapprocher de celle du *N. glutinosa,* et par certains autres est à rapprocher de celle du *N. tabacum.*

Morphologiquement la cyme bipare du *N. rustica* peut être considérée comme la réunion de deux cymes unipares scorpioïdes. Mais la disposition de leurs premières bractées et des sépales de leurs premières fleurs n'est pas arbitraire, ainsi que nous allons le voir un peu plus loin.

Disposition des bractées et des sépales.

L'étude, sous la loupe binoculaire, de jeunes cymes bipares montre les faits suivants :

1°) Les fleurs, tout à fait comparables à celles décrites chez le *N. glu-*

Fig. 26. — Etude morphologique de la cyme bipare du *N. rustica.*

A — Représentation schématique montrant l'importance plus ou moins grande de la branche axillée par α_1 : en *a,* elle est réduite à l'état de bourgeon, en *b,* elle est bien développée.

B — Dessin semi-schématique de la branche axillée par β_1 et sa développée.

C — Observation, sous la loupe binoculaire, d'une jeune cyme bipare dont le bourgeon à l'aisselle de α_1 est très réduit.

D — Représentation d'un stade plus âgé. Observer le sens des hélices sépalaires S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4 sur les fleurs *1, 2* et *3.*

D' et D'' — Schéma empirique (D') et schéma théorique (D'') de la cyme bipare dessinée en D. En blanc les fleurs dont les hélices sépalaires sont senestres, en noir celles dont les hélices sont dextres. Les fleurs *2* sont antidromes entre elles.

E et E' — Observation et schéma d'une cyme dont les fleurs *2* sont homodromes entre elles et antidromes de la fleur *1* (voir la position respective des bractées).

1, 2, 3, etc..., fleurs successives ; α et β, bractées ; *S,* sépale.

tinosa, ont leurs 5 sépales qui naissent successivement dans l'ordre quinconcial. Ils peuvent être répartis sur *2 hélices* (S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4).

2°) Le premier élément, qui se termine par la fleur *1,* porte, ainsi que nous l'avons dit, 2 bractées fertiles α_1 et β_1. Lorsque le bourgeon qui se forme à l'aisselle de α_1 est réduit, il est possible de tracer une *hélice qui part de* α_1 *et se prolonge par* S_1-S_3-S_5 (C). Mais à l'aisselle de β_1 l'apparition toujours très précoce d'un volumineux bourgeon axillaire rend difficile, sinon impossible, l'évaluation des rapports de contiguïté entre β_1 et S_2. Une remarque identique avait été faite à propos du *N. glutinosa.*

3°) Sur chacune des branches axillées par α_1 et β_1, les fleurs *2, 3,* etc... sont *antidromes* entre elles : leurs hélices sépalaires (S_1-S_3-S_5 et S_2-S_4) sont alternativement enroulées dans un sens puis dans l'autre (D, voir la branche axillée par β_1). Ici encore les faits sont identiques à ceux observés sur la cyme unipare scorpioïde du *N. glutinosa.*

Les fleurs 2 de chacune des branches sont également antidromes entre elles, la position des bractées α_2 et β_2 (ou seulement la position de β_2, si α_2 est absente) qui détermine cette antidromie étant sur l'une des branches inverse de celle observée sur l'autre branche ; ainsi en D si l'on regarde successivement chacune des branches, sa bractée axillante étant chaque fois tournée vers soi, on constate que, pour la branche de α_1, α_2 est située à droite et β_2 à gauche, alors que pour la branche de β_1 la disposition inverse est observée (seule β_2 est présente).

D'autre part la fleur 2 de la branche axillée par α_1 *est toujours homodrome de la fleur 1* (hélices sépalaires enroulées dans le même sens), la position respective de α_2 et β_2 qui détermine cette homodromie étant identique à celle de α_1 et β_1.

Les éléments 2 de chacune des branches de la cyme bipare sont donc antidromes entre eux. C'est toujours celui de la branche inférieure qui est homodrome de l'élément 1 qui le porte (1).

Ces faits ont été schématisés en D' et D" (En D' : schéma empirique conservant la position respective des bractées et des fleurs. En D" : schéma théorique classique). Les ronds blancs figurent les fleurs dont les hélices sépalaires sont senestres, les noirs celles dont les hélices sont dextres.

Ce type de cyme correspond à ce que L. et A. Bravais définissent comme une « *cyme descendante directe* ». *Le passage à la cyme unipare se fait par suite de l'avortement de l'élément inférieur homodrome.*

Remarque. — L'antidromie des rameaux développés en α et β semble être un fait général (L. et A. Bravais, 1837 ; A. W. Eichler, 1875 ;

(1) Il en est de même chez le *N. glutinosa* lorsque la cyme est bipare, mais cette étude était plus facilement abordable chez le *N. rustica* où la cyme est presque toujours bipare.

A. Favard, 1958 ; L. Emberger, 1960). Des exceptions cependant peuvent être rencontrées. Les figures E et E' représentent un cas où les éléments 2 sont homodromes entre eux, et antidromes de l'élément 1 qui les porte. Une observation identique a été faite par R. Nozeran (1955) à propos du *Piper umbellatum*.

2° — *Modifications observées suivant le niveau d'insertion de la cyme*

Qu'il s'agisse d'une cyme insérée directement sur l'axe principal ou d'une cyme insérée sur un axe d'ordre plus élevé sa structure est la même, mais son aspect se modifie suivant le niveau où elle est insérée.

a) *A la base de l'axe,* la cyme présente 2 branches très inégales (Pl. XI, fig. 1, b_{n-10}) insérées à l'aisselle des 2 bractées α_1 et β_1 opposées mais non insérées au même niveau. La bractée inférieure α_1 axille une branche réduite (elle est sur la figure à l'état de bourgeon), la bractée supérieure β_1 une branche bien développée. La fleur terminale *1* est déjetée sur le côté par suite du développement prépondérant de la branche supérieure. Ce cas correspond à celui étudié dans le paragraphe précédent fig. 26, B.

b) Si l'on considère des cymes *situées de plus en plus haut sur l'axe* (qu'il s'agisse toujours de l'axe principal ou d'un axe d'ordre plus élevé) l'aspect de celles-ci se modifie. La figure 1, Pl. XI, montre cette transformation :

— On observe un développement progressif de la branche née à l'aisselle de la bractée inférieure α_1, branche qui peut égaler, sur les cymes du sommet de l'axe, la branche née à l'aisselle de la bractée supérieure β_1 (b_n). Le plus souvent toutefois sa taille reste légèrement inférieure.

Mais ce phénomène n'est pas constant, en effet, la branche inférieure, plus réduite que la supérieure, peut être développée de façon identique sur toutes les cymes, quel que soit l'âge de la plante.

Quel que soit le niveau d'insertion de la cyme bipare considérée, c'est toujours la bractée α_1 inférieure qui axille la branche la plus réduite. Le caractère « descendant » de la cyme bipare est plus évident chez cette espèce que chez le *N. glutinosa.*

Sur les cymes situées au sommet de l'axe (b_{n-2}, b_n) la fleur terminale *1* n'est plus déjetée sur le côté, elle est située dans le creux (ou presque dans le creux) de la fourche formée par les deux ramifications.

— On observe d'autre part, dans tous les cas, un « déplacement » progressif des 2 bractées α_1 et β_1. En effet, celles-ci sont situées, sur les cymes les plus basales (b_{n-10}, b_{n-8}) (Pl. XI, fig. 1), à un niveau inférieur à celui du niveau d'insertion de la fleur *1*. Au fur et à mesure que l'on considère

des cymes situées plus haut (b_{n-6} à b_n), α_1 et β_1 se trouvent de plus en plus rapprochées de la fleur *1*. β_1 se trouve finalement « déportée » sur sa branche axillaire.

C. — Etude des différentes parties de l'inflorescence (Fig. 24)

Nous envisagerons successivement les 3 parties *a, b, c* que nous avons distinguées précédemment figure 24, A.

Partie a

Dans cette partie de l'inflorescence, les axes secondaires (II) sont des *cymes bipares.* Au nombre de 8 à 12, elles présentent toutes un *état de développement sensiblement identique* (longueur, nombre de fleurs sur la branche β). Ces faits sont schématisés en B où les cymes axillaires sont représentées par les traits obliques (voir également Pl. XI, fig. 1).

Partie b

Ici les axes secondaires (II) ne sont plus des cymes mais des *grappes de cymes. Ces grappes secondaires présentent deux caractéristiques essentielles.*

1) — Elles portent un nombre de cymes (III) d'autant plus grand et sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus bas sur l'axe principal. Ainsi, elles portent seulement 3 cymes dans la partie supérieure de la portion *b* (A, b_{n-11}) ; ce chiffre augmente progressivement jusqu'à 7 ou 8 à la base (b_{n-25}) (voir également C, de droite à gauche).

2) — Les cymes portées par ces grappes secondaires sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus haut sur ces grappes. Par exemple sur la grappe secondaire de b_{n-25} (Pl. XI, fig. 2), on voit que les 3 premières cymes, très réduites, ont toutes leurs fleurs en bouton, leur nombre est réduit. Pour les cymes situées plus haut, le nombre de fleurs épanouies ou en fruit augmente progressivement. On observe donc une *acrotonie* (1) très nette (fig. 24, C). Cette observation reste valable même sur un pied âgé.

On voit donc que du point de vue de la *structure,* les grappes secondaires de la partie *b* sont équivalentes à la grappe principale de la partie *a,* puisque ce sont également des *grappes de cymes.* Elles diffèrent cepen-

(1) Condition « akroton » de Gœbel (1931) s'opposant à la condition « basiton » (voir plus loin).

dant du point de vue du *développement* : en effet, nous avons vu que sur la grappe principale toutes les cymes axillaires ont un développement identique, au contraire sur les grappes secondaires les cymes sont beaucoup plus développées dans la partie supérieure (comparer les schémas B et C).

On peut d'autre part remarquer dès maintenant que ces grappes secondaires semblent présenter tant par leur aspect (acrotonie) *que par la réduction progressive du nombre de leurs cymes axillaires, des formes de transition entre la grappe principale et les cymes bipares* (voir B, C et D).

Partie c

Ici les axes secondaires ne sont plus seulement des grappes de cymes bipares, mais ils se compliquent par l'addition d'axes tertiaires (III) dans leurs parties *basales*. Ces axes tertiaires sont aussi des grappes de cymes bipares (A, b_{n-26}, *1*). Plus bas ces axes tertiaires sont plus complexes encore : ce sont des grappes de grappes de cymes (b_{n-29}, *1*).

Ces axes secondaires de la partie *c* sont donc des *grappes complexes de cymes* (grappes de grappes... n fois, de cymes). Elles sont caractérisées comme les grappes de la partie *b* par un développement prépondérant des axes tertiaires supérieurs (Pl. X, fig. 3).

Cette *acrotonie* est également observée sur les grappes tertiaires et quaternaires (III et IV, fig. 24, A). Ces dernières nécessitent, pour être observées, une dissection sous la loupe : leurs axes supérieurs portent des fleurs à l'état de jeunes ébauches ou primordiums, leurs axes inférieurs ne se développant pas, sont réduits à l'état de bourgeons indifférenciés (ne donnant ni fleurs, ni feuilles).

On peut donc retrouver sur les grappes secondaires complexes de la partie *c* (A, b_{n-29}) trois parties *a'*, *b'*, *c'* identiques aux parties *a*, *b*, *c* observées sur l'ensemble de la grappe principale (A) : en *a'*, les inflorescences axillaires sont des cymes ; en *b'*, les inflorescences axillaires sont des grappes de cymes ; en *c'*, les inflorescences axillaires sont des grappes complexes de cymes.

Du point de vue de la structure, les grappes complexes secondaires de la partie c *sont donc équivalentes à l'ensemble de la grappe complexe principale.*

Cependant, du point de vue du développement une différence essentielle existe entre ces deux types d'axes. Elle est mise en évidence par les schémas E et F. Sur la grappe complexe principale les rameaux sont d'autant plus développés qu'ils sont situés plus bas (*basitonie*) ; *sur les grappes complexes secondaires le cas inverse est observé* (*acrotonie*).

Ces grappes complexes de la partie *c* sont axillées par des bractées de taille importante (Pl. X, fig. 2). Ce fait, joint aux caractères précédemment

décrits (fleurs des rameaux d'ordre III ou IV les plus inférieurs réduites à l'état d'ébauche ou de primordium, présence de bourgeons indifférenciés) permet d'observer que ces grappes ont un caractère floral moins accentué que celui des inflorescences secondaires des parties *b* et *a*.

La base de la partie *c* constitue la zone de transition entre l'inflorescence et la partie végétative, les premiers bourgeons des axes d'ordre III et IV évoluant végétativement (A, *n-31, veg.*). Le nombre de ces bourgeons végétatifs augmente lentement sur les rameaux II situés de plus en plus bas ; corrélativement, l'importance de la partie inflorescentielle des axes latéraux diminue. Mais des rameaux végétatifs terminés par une inflorescence sont encore rencontrés très bas sur la tige. *Ainsi passe-t-on très progressivement* (1) *de la portion purement inflorescentielle à la portion purement végétative laquelle est réduite aux 10 à 15 premiers nœuds.*

D. — Les bourgeons surnuméraires

Comme chez le *N. tabacum,* leur présence est générale. On en trouve sur *l'axe principal* à l'aisselle des feuilles et des bractées, on en trouve sur les *inflorescences axillaires* que celles-ci soient des grappes ou des cymes.

Nous n'entreprendrons pas une étude détaillée de ces bourgeons dont nous nous bornerons à noter les principales caractéristiques.

1° — *Sur l'axe principal inflorescentiel*
(Fig. 27)

Ils sont de deux sortes : les bourgeons surnuméraires primaires $b.s_1$ premiers formés et les bourgeons surnuméraires secondaires $b.s_2$ seconds formés. Ils sont situés respectivement entre l'inflorescence axillaire principale (*I. a. p.*) et la bractée axillante (*b*). Très souvent, le $b.s_1$ est séparé de celle-ci (ainsi que *I. a. p.*) par un hypomérithalle (*HP*).

a) *Les bourgeons surnuméraires primaires* se développent en inflorescences dont la structure varie avec le niveau d'insertion (cyme bipare dans la partie supérieure de l'axe principal, grappe de cymes plus bas).

b) *Les bourgeons surnuméraires secondaires ont un développement qui s'arrête précocement.* Le plus souvent ils ont une *apparence végétative*

(1) Il est par conséquent impossible de dire à quel niveau précis commence l'inflorescence principale. Dans la partie supérieure de la zone de transition, nous désignons les formations axillantes par *n* suivi du numéro d'ordre.

(apex légèrement bombé, entouré de 3 à 6 primordiums et ébauches). Cependant *leur développement obtenu expérimentalement* (par section des inflorescences axillaires principales et surnuméraires primaires ainsi que de tous les rameaux végétatifs axillaires) *aboutit à la formation de vigoureuses inflorescences* extrêmement ramifiées (grappes complexes de cymes) ; leur phyllotaxie est très aberrante ; très souvent elles sont fasciées.

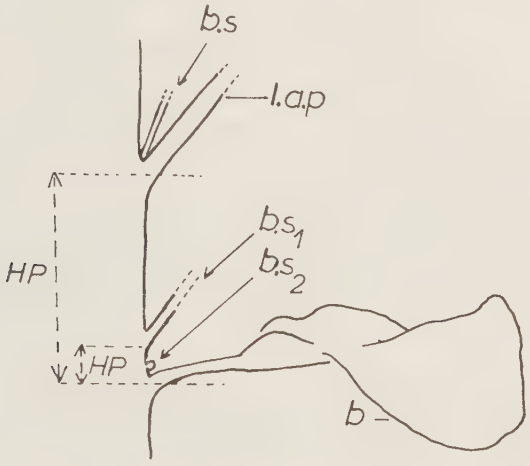


Fig. 27. — Schéma montrant un bourgeon surnuméraire primaire *b.* s_1 (développé en inflorescence latérale) et un bourgeon surnuméraire secondaire *b.* s_2; *b.* s_1 est séparé de la bractée axillante *b* par un petit hypomérithalle *HP*. Au-dessus de l'inflorescence axillaire principale *I. a. p.* (séparée de sa bractée axillante par un hypomérithalle important) se situe également un bourgeon surnuméraire *b. s* (développé en inflorescence latérale).

c) Notons qu'il peut également se former, comme l'a remarqué D. Cauvet (1864), *d'autres bourgeons surnuméraires b.s au-dessus* de l'inflorescence axillaire principale (à l'intersection de l'inflorescence et de l'axe principal). Ces bourgeons se développent en général après les *b.*s_1, mais avant les *b.*s_2. Ils donnent des cymes ou des grappes de cymes.

2° — *Sur les axes secondaires inflorescentiels*

On observe en général uniquement des bourgeons surnuméraires primaires. Ils sont caractérisés comme les bourgeons axillaires principaux correspondants (d'ordre III) par un développement prépondérant des bourgeons supérieurs (*acrotonie*).

Ces bourgeons donnent des cymes dans la partie supérieure de l'axe secondaire, plus bas des grappes (simples, puis complexes) de cymes.

Chapitre II

ETUDE ONTOGENIQUE

I. — Evolution du méristème apical

A. — La phase végétative

L'apex végétatif du *N. rustica* est très proche de celui du *N. tabacum*. Il est caractérisé, à un stade encore jeune (une dizaine de feuilles), par une zonation très nette, l'anneau initial contrastant fortement par sa chromophilie intense avec le méristème d'attente.

Mais il n'y a pas chez cette espèce de phase en rosette, l'élongation de la tige commence dès le début de la phase végétative.

Au cours de la phase végétative, la taille de l'apex s'accroît beaucoup et le rythme de formation des feuilles, d'abord lent, s'accélère progressivement.

Nous avons vu, lors de l'étude morphologique, qu'il n'y a pas de limite nette entre la partie végétative et l'inflorescence comme chez le *N. tabacum*, mais au contraire une zone de transition très étendue, la partie purement végétative étant assez réduite.

La figure 1 de la planche XII représente un apex végétatif assez âgé (25-30 feuilles) édifiant cette zone de transition. Son diamètre est de 410 μ (1). La dernière feuille formée f_n est un primordium, f_{n-4} une ébauche encore assez jeune avec l'indication à son aisselle d'un bourgeon axillaire. Les bourgeons axillaires formés à ce stade évolueront en rameaux passant par une phase végétative assez courte avant de devenir inflorescentiels (ils se situent à peu près au niveau *n-35* sur la figure 24, A).

L'anneau initial, très coloré et très actif (fig. 28, A) par rapport au méristème d'attente, est bien visible ; dans la zone de régénération (*a. i.*) à l'aisselle de f_n, très nette sur cet échantillon, les cellules provenant d'une activité mitotique anticline sont hautes et étroites. On peut remarquer cependant que l'état méristématique de cette région n'est pas homogène ; en effet, les cellules situées directement à l'aisselle de f_n sont moins colorées que celles situées un peu plus haut : cette zone, légèrement différenciée, est à l'origine d'un bourgeon axillaire (*b. a.*) (2). Situé sous

(1) Toutes les mesures qui seront données sont prises du primordium naissant b_n au bourgeon — non inclus — de b_{n-4}.

(2) Chez le *N. tabacum* (Pl. VIII, fig. 2), nous avions observé une région d'aspect un peu semblable à l'aisselle de f_n (*b. a*), mais les cellules plus méristématiques situées au-dessus (*a. i.*), n'avaient pas cette forme étroite et allongée caractéristique des cellules de zone en régénération.

l'anneau initial et le méristème d'attente, le méristème médullaire (*m. m.*) édifie la moelle.

B. — La phase inflorescentielle

Durant cette phase l'apex édifie de 20 à 30 bractées avec leurs bourgeons axillaires à un *rythme accéléré* : elles sont en effet formées en 4 à 6 semaines alors que les 20 à 30 premières feuilles sont nées en 3 à 4 mois.

Nous *décrirons* l'évolution de l'apex principal au cours des trois principales phases correspondant à l'édification des trois parties *c*, *b* et *a* qui ont été étudiées. L'interprétation du fonctionnement apical sera donnée, comme pour celui du *N. tabacum*, à la fin de ce travail. Nous procéderons donc comme nous l'avons fait précédemment en ne faisant appel qu'à des termes purement descriptifs.

Le nombre de feuilles formées, mais surtout l'étude, sous la loupe binoculaire, de la forme de l'apex (convexité plus ou moins prononcée), de sa taille, du nombre d'ébauches et de primordiums l'environnant, du niveau d'apparition des derniers bourgeons inflorescentiels (qui varie suivant l'âge de l'inflorescence), nous ont permis de repérer avec suffisamment de précision ces trois moments.

Le tableau ci-contre indique, en fonction de l'âge de la plante, le nombre d'ébauches et de primordiums entourant le méristème apical au-delà de l'ébauche dont la taille atteint 0,5 cm (première colonne), ainsi que le numéro de la première feuille ou de la première bractée (en partant du sommet) qui montre, à la loupe, un bourgeon axillaire (deuxième colonne).

Age de la plante	*Nombre d'ébauches et primordiums*	*N° de la 1re feuille ou de la 1re bractée à l'aisselle de laquelle un bourgeon est visible*
Phase végétative avancée (début zone de transition)	12	8 ou 9
Phase de transition (base de la portion *c*)	15	6
Partie supérieure de la portion *c*	19	5 ou 6
Portion *b*	21	4 ou 5
Fin portion *b* ou début *a*	23	2 ou 3
Fin portion *a*	24	1

Ce tableau montre que le nombre d'ébauches et primordiums entourant l'apex augmente nettement avec l'âge de la plante (plastochrones de plus en plus courts) et que l'apparition des bourgeons axillaires est de plus en plus précoce.

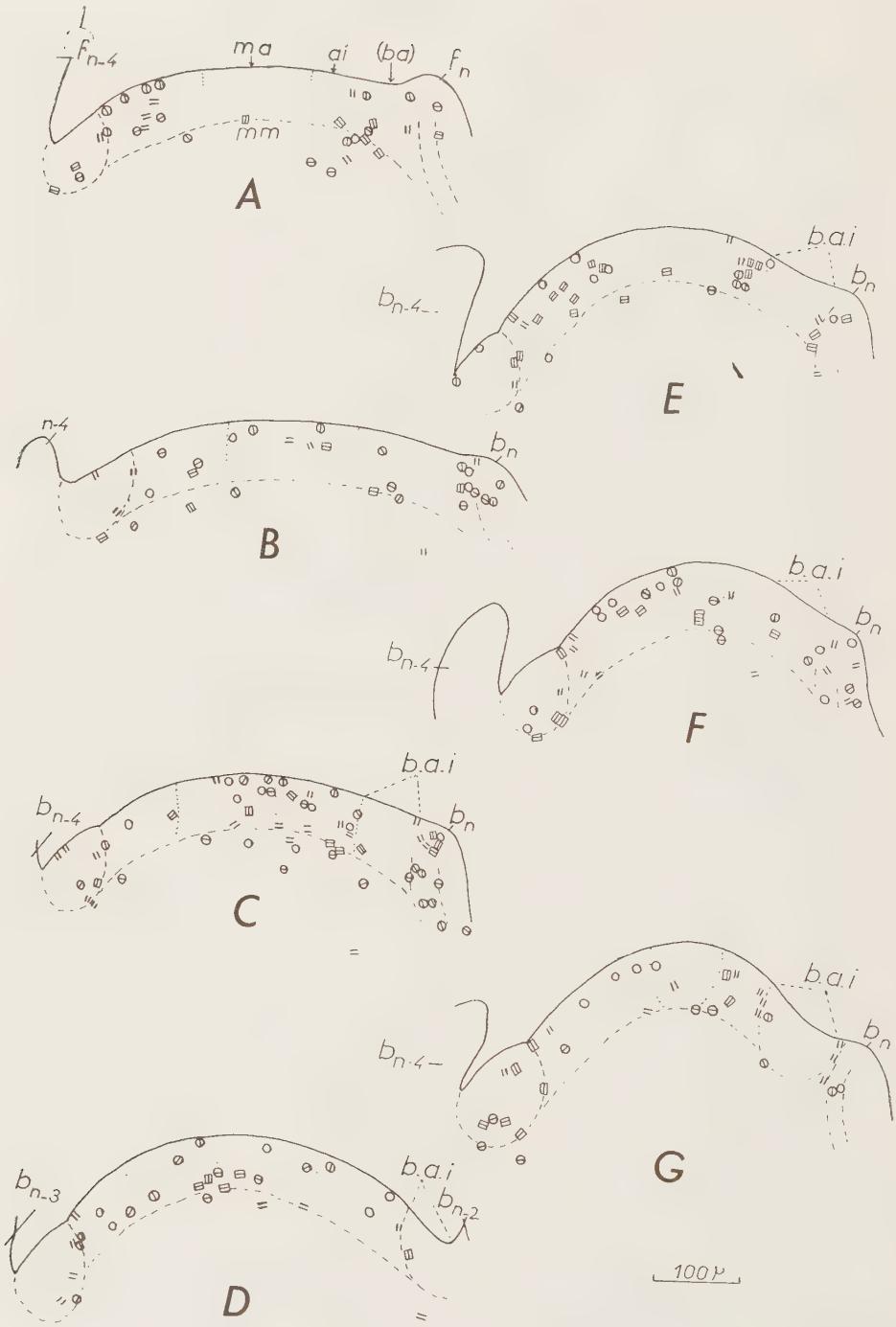

l
f_{n-4}
ma
ai
(ba)
f_n
mm
A
b.a.i
b_n
b_{n-4}
E
n-4
b_n
B
b.a.i
b_n
b_{n-4}
F
b.a.i
b_{n-4}
b_n
C
b.a.i
b_n
b_{n-4}
G
b_{n-3}
b.a.i
b_{n-2}
D
100 µ

Fig. 28

Sur les apex jeunes, le bourgeon axillaire est visible sous la forme d'un mince bourrelet allongé à l'aisselle d'une ébauche déjà importante. Sur les apex plus âgés, il apparaît sous la forme d'un large bourrelet à l'aisselle d'une jeune ébauche ou d'un primordium d'autant plus jeune que l'inflorescence est plus avancée dans son évolution. A la fin de la phase inflorescentielle la présence d'un « plan incliné » (G. Bersillon, 1958 *b*) éloignant la bractée du méristème apical permet de deviner la présence du bourgeon avant même qu'il n'émerge.

1° — *Edification de la portion inférieure c*
(= grappe complexe de cymes)

La figure 2, Pl. XII, représente un apex fixé au moment où il édifie cette portion de l'inflorescence : le bourgeon qui prendra naissance à l'aisselle de b_n donnera une grappe complexe de cymes (voir par exemple b_{n-29} ou b_{n-26}, fig. 24, A), celui déjà visible à l'aisselle de *n-4* également une grappe complexe de cymes, mais formée, très probablement, après une très courte phase végétative (voir par exemple *n-31*).

La convexité de l'apex, dont la taille a augmenté (d = 460 μ) s'est très légèrement accentuée. La zonation s'est beaucoup estompée par suite de la dédifférenciation des cellules du méristème d'attente qui se sont enrichies en acide ribonucléique, mais elle est toujours visible. Cet apex, à ce stade, est très analogue à celui du *N. tabacum* lors de la phase de transition (très courte chez cette espèce).

On observe ici des mitoses périclines dans les assises sous-jacentes aux deux assises superficielles, tant dans les régions latérales que dans la région centrale (fig. 28, B) donnant à l'ensemble un aspect un peu stratifié.

A ce stade, l'apex offre l'aspect d'un « manchon » méristématique

---

Fig. 28. — Méristème apical du *N. rustica* : superpositions de relevés de mitoses de 7 coupes longitudinales axiales :
A — Phase végétative avancée (phase de transition).
B — Edification de la portion *c* de l'inflorescence (voir fig. 24, A).
C et D (2 plans de coupe différents) — Edification de la base de la portion *b* de l'inflorescence.
E — Edification de la portion *b* (milieu).
F — Edification de la portion *b* (fin).
G — Edification de la portion *a* (milieu).
f_n, b_n, dernière feuille ou dernière bractée formée ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel ; *b. a.*, bourgeon axillaire végétatif ; *a. i.*, anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire.

hétérogène sous lequel se situe le *méristème médullaire* (1) plus ou moins actif suivant les échantillons.

2° — *Edification de la portion moyenne b* (= grappe de grappes de cymes)

L'apex représenté fig. 3, Pl. XII, engendre maintenant des bourgeons qui donneront les *premières* grappes de cymes (niveau approximatif : b_{n-25}, b_{n-23}, fig. 24, A).

Sa convexité s'est accentuée et sa taille a diminué (d = 410 µ). Sa zonation est toujours atténuée, mais elle est répartie ici de façon un peu différente, la zone plus méristématique de droite n'étant plus située directement à l'aisselle de la dernière bractée visible b_n mais au-dessus, par suite de la différenciation du bourgeon axillaire *b. a. i.* Le bourgeon à l'aisselle de b_{n-4} a commencé à saillir. La naissance et le développement des bourgeons axillaires sont donc plus précoces.

Ici les mitoses (anticlines et périclines) sont particulièrement nombreuses dans la région centrale du manchon (fig. 28, C). On voit également que le méristème médullaire est très actif.

Dans un plan de coupe passant par le bord de b_{n-2} et par b_{n-3} (Pl. XII, fig. 4 ; l'apex est ici un peu plus âgé que celui de la fig. 3), la zonation, bien que très atténuée, est visible. Sur cet échantillon les mitoses sont particulièrement nombreuses à la base de la partie centrale du manchon (fig. 28, D).

Les figures 1 et 2, Pl. XIII, représentent deux stades plus âgés correspondant respectivement au *milieu* et à la *fin* de l'édification de la portion *b*.

On peut observer une diminution du diamètre de l'apex (375 µ), une augmentation de sa convexité et, sur la figure 2, une formation et un développement des bourgeons axillaires accélérés.

La zonation, toujours visible, est assez nette, particulièrement sur l'échantillon représenté figure 1. L'activité mitotique, surtout centrale aux stades précédents, est maintenant principalement latérale (fig. 28, F et surtout E) : elle est en effet davantage localisée sur les flancs de l'apex (au-dessus des bourgeons axillaires de b_n et b_{n-4} ; remarquer fig. 28, E, les mitoses anticlines au-dessus de *b. a. i.*). Par contre la base de la région centrale et le méristème médullaire sont toujours actifs (nombreuses mitoses périclines terminées situées assez haut, principalement en F).

(1) Le terme de méristème médullaire est conservé dans cette description, en effet nous n'avons pas observé à son niveau de modifications profondes (parenchymatisation) permettant de supposer qu'il disparaît.

3° — *Edification de la portion supérieure a* (= grappe de cymes)

Les bourgeons à l'aisselle des bractées donneront maintenant uniquement des cymes et non plus des grappes de cymes.

La zonation du méristème apical (Pl. XIII, fig. 3), bien qu'atténuée, est toujours visible et l'activité mitotique est également toujours principalement latérale (fig. 28, G).

La convexité de l'apex s'est encore accrue ainsi que le rythme d'apparition des bractées et de leurs bourgeons axillaires dont la naissance est de plus en plus précoce.

Comme chez le *N. tabacum,* on observe une différenciation de plus en plus prononcée de segments bractéaux (observer, sur les différents échantillons décrits, la zone située au-dessus du bourgeon de b_{n-4}) (1).

La figure 4, Pl. XIII, représente un apex à la *fin* de la phase inflorescentielle (b_n est très vraisemblablement la dernière bractée de l'inflorescence) (2) : la totalité du méristème apical va se transformer en fleur terminale. Les sépales n'ont pas encore émergé, mais leurs cordons procambiaux sont visibles. La zonation est toujours présente et l'activité mitotique toujours latérale.

C. — Résumé des observations faites au niveau du méristème apical lors des phases végétative et inflorescentielle

Le méristème apical du *N. rustica,* depuis la phase végétative jusqu'à la fin de la phase inflorescentielle, est l'objet d'un certain nombre de transformations qui peuvent être résumées de la façon suivante :

1° — *Sa taille* (diamètre) augmente au cours de la phase végétative et atteint un maximum vers la fin de la phase de transition. A partir de ce moment elle ne cesse de décroître lentement jusqu'à la fin de la phase inflorescentielle marquée par la formation de la fleur terminale qui utilise pour sa formation la totalité du méristème apical restant.

2° — *Sa forme* subit également des modifications. Très légèrement convexe durant la phase végétative (ou plane, suivant le plan de coupe), on

(1) Les derniers entre-nœuds adultes de l'inflorescence du *N. rustica* sont courts. Comme chez le *N. tabacum,* la différenciation précoce observée au niveau des segments bractéaux est très probablement en rapport avec l'allongement réduit des entre-nœuds.

(2) Pour tous les autres échantillons, b_n était la dernière bractée formée jusqu'alors.

observe une accentuation de sa convexité vers la fin de la phase de transition. Celle-ci ne cesse d'augmenter pendant toute la durée de la phase inflorescentielle.

3° — *Le rythme de formation des feuilles* est lent au début de la phase végétative. Il s'accélère progressivement au cours des phases végétative et inflorescentielle.

4° — *La formation et le développement des bourgeons axillaires,* relativement tardifs au début de la phase végétative, sont de plus en plus précoces au fur et à mesure que s'édifie l'axe végétatif et inflorescentiel.

5° — *La zonation,* très nette durant la phase végétative, s'atténue beaucoup vers la *fin* de la phase de transition et le *début* de la phase inflorescentielle ; elle se maintient (plus ou moins atténuée) pendant toute la durée de la phase inflorescentielle ou peut réapparaître de façon assez nette.

6° — *L'activité mitotique,* nettement latérale pendant la phase végétative, se répartit dans l'ensemble de l'apex vers la fin de la phase de transition ; le début de la phase inflorescentielle est souvent marqué par une activité mitotique surtout centrale ; ensuite et jusqu'à la fin de la phase inflorescentielle, elle est principalement latérale. Le méristème médullaire est, en général, très actif durant toute la durée de la phase inflorescentielle.

Une discussion sur le fonctionnement apical lors de la phase inflorescentielle sera faite plus loin après l'étude du *N. nudicaulis,* espèce apparemment très différente des deux précédentes. On peut cependant dès maintenant noter le problème qui se posait déjà pour le *N. tabacum.* L'anneau initial continue-t-il à fonctionner lors de la phase inflorescentielle pour donner naissance aux bractées et à leurs bourgeons ? ou s'épuise-t-il lors de la phase de transition ?

II. — Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels : Ordre d'initiation et ordre de développement

Nous avons vu à propos du *N. tabacum* que le mode d'évolution des méristèmes axillaires les uns par rapport aux autres expliquait le mode de floraison qui est, rappelons-le, *simultané* sur la presque totalité de l'inflorescence, *basipète* dans la portion inférieure. Ceci, lorsque l'inflorescence est bien développée.

Lorsque la plante est chétive, la floraison est *basipète* sur l'ensemble de l'inflorescence.

Dans tous les cas la fleur terminale est la première épanouie.

Chez le *N. rustica* la floraison s'effectue différemment. L'observation

d'une inflorescence jeune, bien développée, montre les faits suivants (fig. 24, A et Pl. X, fig. 2) :

— *Les fleurs terminales des grappes secondaires* (parties *c* et *b*) s'épanouissent sensiblement en même temps (voir sur le schéma les chiffres encerclés) ; seules celles des dernières grappes (b_{n-13}, b_{n-11}) s'épanouissent avec un certain retard. On peut donc considérer que la floraison est simultanée ou acropète sur les parties *c* et *b* (1).

— *Les fleurs terminales des cymes bipares* de la portion *a* s'épanouissent toutes en même temps, mais *postérieurement* à celles des grappes secondaires.

Il y a donc deux moments de floraison successifs : celui de *c* et *b* puis celui de *a*. *La floraison est donc acropète sur l'ensemble de la grappe complexe principale* (Pl. X, fig. 2) (2), abstraction faite de la fleur terminale *FL. T.* qui s'épanouit en même temps ou après la fleur terminale des grappes secondaires, mais avant la première fleur des cymes bipares sous-jacentes (dans certains cas cependant elle s'épanouit avant toutes les autres).

Au contraire lorsque l'inflorescence est chétive (Pl. X, fig. 4), *la fleur terminale est toujours la première épanouie et la floraison est basipète sur l'ensemble de la grappe complexe principale* (les fleurs des portions *b* et *c* restent le plus souvent à l'état de boutons ou ne s'épanouissent que très tardivement) (3). L'ordre de floraison s'effectue donc dans le sens inverse de celui observé sur une inflorescence normalement ou bien développée. Il faut noter également que le nombre des inflorescences axillaires, notamment des portions *b* et *c*, est très réduit.

Par contre sur les *grappes secondaires* (simples ou complexes) *la floraison est nettement basipète* quelle que soit la vigueur de l'inflorescence (Pl. X, fig. 3 ; voir également Pl. XI, fig. 2).

De même sur les *cymes bipares*, l'ordre de floraison des 2 branches est, le plus souvent, *basipète* (Pl. XI).

Il était donc intéressant de savoir comment les méristèmes à l'origine des inflorescences axillaires (d'ordre II ou III) évoluaient les uns par rapport aux autres dès leur naissance (J. Diomaiuto-Bonnand, 1964 b et d).

Nous étudierons d'abord, sur les *pieds normalement développés*, la grappe principale puis les inflorescences secondaires : grappes de cymes

(1) D'autre part, si l'on considère les inflorescences *tertiaires*, par exemple la dernière cyme de chaque grappe secondaire, on peut remarquer que celles-ci s'épanouissent *le long de l'axe principal* le plus souvent dans un ordre acropète.

(2) Sous l'inflorescence, au niveau de la zone de transition (partie *c*, pointillé), la floraison est *basipète*.

(3) Sur l'échantillon représenté Pl. X, fig. 4, les fleurs des parties *b* et *c* sont encore à l'état de jeunes ébauches.

et cymes bipares. Auparavant nous rappellerons brièvement les principales phases par lesquelles passe tout bourgeon axillaire inflorescentiel depuis son apparition jusqu'au début de son organogenèse. Phases qui ont été décrites à propos de l'étude du *N. tabacum* mais qui peuvent être retrouvées quelle que soit l'espèce de *Nicotiana* envisagée.

Nous avions distingué (voir les schémas de la figure 22, *ph. 1* à *ph. 5*) :

1°) *Une phase 1 de mise en place du bourgeon par différenciation* des cellules à l'aisselle de la bractée. L'activité mitotique y est très réduite.

2°) *Une phase 2* de début d'individualisation du bourgeon *correspondant au début de la formation de la zone en coquille zc* (bords latéraux du bourgeon) que les relevés de mitoses permettent de repérer. L'activité mitotique à l'intérieur du bourgeon est toujours très réduite et l'état méristématique est sensiblement identique à celui de la phase précédente.

3°) *La phase 3* correspond à l'individualisation du bourgeon : *achèvement de la zone en coquille dans sa partie inférieure, dédifférenciation* et début d'activation (les mitoses sont, en général, encore rares).

4°) *La phase 4* est la *phase active du bourgeon* (mitoses périclines dans les assises sous-jacentes aux 2 assises superficielles et anticlines dans l'ensemble du bourgeon). Elle s'accompagne d'un bombement plus ou moins prononcé (début du développement).

5°) *La phase 5* correspond *au début de l'organogenèse et de l'allongement.*

A. — Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons sur la grappe complexe principale

1° — *Portions inférieure (c) et moyenne (b)*

La figure 29 (voir également la Planche XIII, fig. 2) représente un apex ayant déjà formé les bourgeons qui donneront les *grappes latérales* des parties *c* et *b* (fig. 24, A). On peut observer que le bourgeon de b_{n-13} est en *phase 5*, celui de b_{n-4} en *phase 3-4*, celui de b_n en *phase 1. L'initiation et le début du développement sont donc acropètes.*

L'étude d'un échantillon plus âgé (stade à 1 sépale de la fleur terminale *FL. T.*) (Pl. XIV, fig. 2) montre que les méristèmes axillaires de la base, par exemple celui de b_{n-25}, *bien qu'ayant formé un plus grand nombre de bractées* (7 ici) donnent une fleur terminale (*fl. t.*) *avant* les méristèmes situés plus haut qui ne forment que 3 bractées (par exemple celui de b_{n-12}, même figure). Le développement de leurs bourgeons axillaires (bourgeons tertiaires) s'effectue également avant le développement des bourgeons tertiaires des axes supérieurs. *L'ensemble du développement est donc bien acropète.*

L'étude d'un stade un peu plus âgé (stade à 5 sépales de *FL. T.*, Pl. XIV, fig. 3) montre que le développement est toujours *acropète* (comparer par exemple *fl. t.* des grappes de b_{n-25} et b_{n-12}).

Il faut noter toutefois que les différences dans les divers états de développement sont toujours assez faibles. Ces différences finissent par s'atténuer au cours de l'organogenèse (mais assez tardivement) ; c'est ce qui explique l'épanouissement pratiquement simultané des fleurs terminales des axes secondaires.

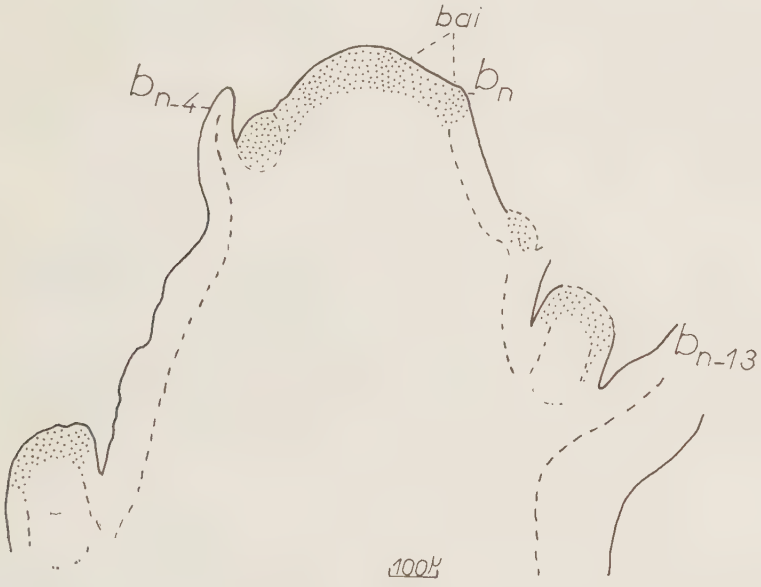


Fig. 29. — Dessin d'une coupe longitudinale axiale faite dans un apex ayant construit les parties *c* et *b* de l'inflorescence, montrant l'initiation et le début du développement acropètes des bourgeons.
b_n, dernière bractée formée ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel.

2° — *Portion supérieure* (*a*)

L'étude d'un apex édifiant cette portion d'inflorescence montre que les faits sont inchangés (Pl. XIII, fig. 3 et 4) ; ici encore *l'initiation et le début du développement* des méristèmes axillaires (qui donneront maintenant des cymes bipares) *sont acropètes.*

Si l'on observe un échantillon plus âgé (stade à un sépale de *FL. T.*, Pl. XIV, fig. 2), on voit que les 6 derniers bourgeons (b_n à b_{n-5}) sont dans un état de développement sensiblement identique (bourgeons morphologi-

quement homogènes, *phase 4*) ; les 5 bourgeons formés d'abord (b_{n-6} à b_{n-10}) présentant encore une certaine avance (début d'organogenèse, *phase 5*).

Un peu plus tard (stade à 5 sépales de *FL. T.*, Pl. XIV, fig. 3), cette avance est perdue : les derniers bourgeons formés, bien que développés après les précédents, ont « rattrapé » ceux-ci par suite d'un développement plus rapide (observer les jeunes cymes de b_n à b_{n-8}). Les cymes se développent ensuite sensiblement en même temps pendant toute la vie de la plante. *Le développement d'abord acropète devient donc bientôt simultané, c'est pourquoi la floraison est également simultanée sur toute cette partie de l'inflorescence.*

Notons toutefois que, dans certains cas, l'organogenèse des dernières cymes continuant à être plus intense, on observe un *début* de développement *basipète.*

B. — Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons sur les grappes secondaires

Cette étude sera faite sur les grappes de 7 cymes situées vers la base de la partie *b* (fig. 24, A, b_{n-25}), puis sur les grappes de 3 cymes situées beaucoup plus haut, précédant sur l'axe principal les cymes bipares (b_{n-11}).

1° — *La grappe secondaire de 7 cymes*

La photographie de la figure 1, Pl. XV, montre 2 coupes longitudinales voisines d'un même échantillon, passant respectivement par les bractées *1*, *2* et *6* (la bractée *7* n'a pas encore émergé) (voir le dessin de l'échantillon correspondant Pl. XIV, fig. 1, b_{n-22}). On voit que les premiers bourgeons formés, à l'aisselle des bractées *1* et *2*, bien que très réduits, sont dans un état d'organisation plus poussé (*phase 3-4*) que celui du dernier bourgeon formé (*b. a. i.*), à l'aisselle de la bractée *6*, plus volumineux dès sa naissance (il est en *phase 2* : sur le relevé de mitoses de la figure 30, A, on voit que la masse du bourgeon est inerte ; de part et d'autre de celui-ci, principalement du côté du méristème apical, la zone en coquille *zc* est en train de s'édifier). *Le mode d'initiation des bourgeons tertiaires est donc acropète.*

Mais les bourgeons inférieurs premiers formés n'évoluent ensuite que très lentement, alors que les bourgeons supérieurs entrent très rapidement dans une phase organogène active. *L'ontogenèse des cymes est d'autant plus rapide que celles-ci sont insérées plus haut sur l'axe secondaire* [voir

Pl. XIV, fig. 3, b_{n-25} : les bourgeons à l'aisselle de 7 et 6 sont organisés en cymes tandis que les bourgeons à l'aisselle de 2 et *1* (représentés au-dessous de la figure 3, b_{n-25}) sont sous forme de petits primordiums homogènes]. *Le développement des bourgeons tertiaires est donc nettement basipète. C'est pourquoi l'ordre de floraison, sur les grappes secondaires, est basipète.*

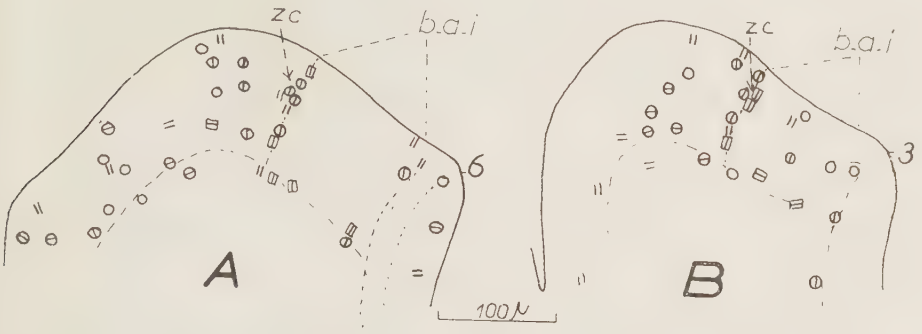


Fig. 30. — Méristèmes axillaires du *N. rustica* : superpositions de relevés de mitoses de 6 coupes longitudinales axiales.

A — Grappe secondaire de 7 cymes. La coupe passe par la bractée *6* qui axille un volumineux bourgeon *b. a. i.* en *phase 2* (formation de la zone en coquille *zc* sur les bords latéraux du bourgeon).

B — Grappe secondaire de 3 cymes. La bractée 3 axille un bourgeon également en *phase 2.*

2° — *La grappe secondaire de 3 cymes*

Nous avons voulu vérifier si ces faits sont également observés sur les grappes secondaires situées plus haut et qui précèdent sur l'axe principal les cymes bipares.

La figure 2, *a* et *b,* Pl. XV, représente 2 coupes longitudinales effectuées dans deux échantillons au même stade et passant par les plans médians des bractées *1* et 2 d'une part et de la bractée *3* d'autre part (voir le dessin de l'échantillon, Pl. XIV, fig. 2, b_{n-12}). On voit que les bourgeons des bractées *1* et 2 sont en *phase 3-4,* celui de la bractée *3* en *phase 2* (voir également le relevé de mitoses figure 30, B). Ici encore *l'initiation des bourgeons tertiaires est donc acropète* (1).

Mais les bourgeons des bractées *1* et 2 n'évoluent ensuite que très lentement alors que le bourgeon de la bractée *3* entre très rapidement dans une phase organogène active. Le dessin de la figure 3, b_{n-12}, Pl. XIV, montre

(1) Il est possible de vérifier sur un même échantillon, par exemple sur celui de la figure 2, *b,* Pl. XV, que l'initiation est acropète, mais alors les bourgeons des bractées *1* et *2* (non visibles sur la coupe photographiée ici) sont coupés très obliquement.

que le bourgeon supérieur a commencé à s'organiser en cyme alors que les deux premiers se trouvent encore sous forme de petits primordiums homogènes. *Le développement des bourgeons tertiaires est donc nettement basipète quelle que soit la grappe secondaire considérée.*

Remarque à propos des *grappes secondaires complexes* de la portion *c*. Nous n'avons pas étudié d'une façon précise, comme nous l'avons fait pour les grappes simples secondaires, le sens *d'initiation* des bourgeons. Il est très vraisemblablement acropète. L'observation sous la loupe a montré que le sens de *développement* est nettement *basipète*.

C. — La cyme bipare.
Ordre d'initiation et ordre de développement des premiers bourgeons. Etude du passage a la cyme unipare

Nous avons précédemment montré que chez le *N. rustica* la cyme est (sauf exception) d'abord *bipare* : le 1er élément porte 2 *bractées* α_1 et β_1 axillant chacune une branche ; sur chacune de ces branches l'élément 2 peut également porter 2 bractées fertiles, mais souvent il n'y en a qu'une (β_2) (α_2 peut être présente, mais elle est stérile). *La cyme d'abord bipare évolue donc rapidement en cyme unipare.*

Nous avons également montré que ces 2 branches sont le plus souvent d'importance inégale, c'est alors toujours *l'inférieure qui est la moins développée et s'épanouit la dernière.* Une étude de la formation et du développement des bourgeons à l'origine de ces branches s'imposait (J. Diomaiuto-Bonnand, 1964 c).

Comme chez le *N. glutinosa,* la cyme du *N. rustica* provient d'un volumineux bourgeon qui, *d'abord homogène,* s'organise rapidement.

Les figures 1 à 8, Pl. XVI, représentant des coupes exécutées suivant la plus grande largeur du bourgeon, montrent les phases successives de cette évolution :

Sur la figure 1 le bourgeon a_1 n'est déjà plus tout à fait homogène, on peut en effet commencer à distinguer 2 zones latérales (a_2). Ces 2 zones, en se différenciant, deviennent progressivement plus visibles sur les échantillons plus âgés (fig. 2, 3 et 4) : *ainsi apparaissent, par différenciation des parties latérales du bourgeon a_1, les 2 premiers bourgeons a_2 de la cyme bipare,* tandis que la partie centrale non atteinte par la différenciation se soulève pour former la fleur terminale *1* (la partie inférieure de ce massif central se divise périclinalement et se parenchymatise, fournissant le pédoncule floral). En même temps naissent les bractées axillantes α_1 et β_1 par divisions périclines dans l'assise sous-épidermique et

les assises sous-jacentes ; la naissance de α_1 précède de très peu celle de β_1 ; de même le développement de α_1 précède celui de β_1. L'initiation et le développement des 2 premières bractées sont donc *acropètes*.

Après cette phase de différenciation, chaque bourgeon a_2 de la cyme passe par les mêmes différentes phases que nous avons distinguées lors de l'étude des bourgeons de la grappe (il s'agit, comme dans la grappe de cymes, de bourgeons évoluant en cymes).

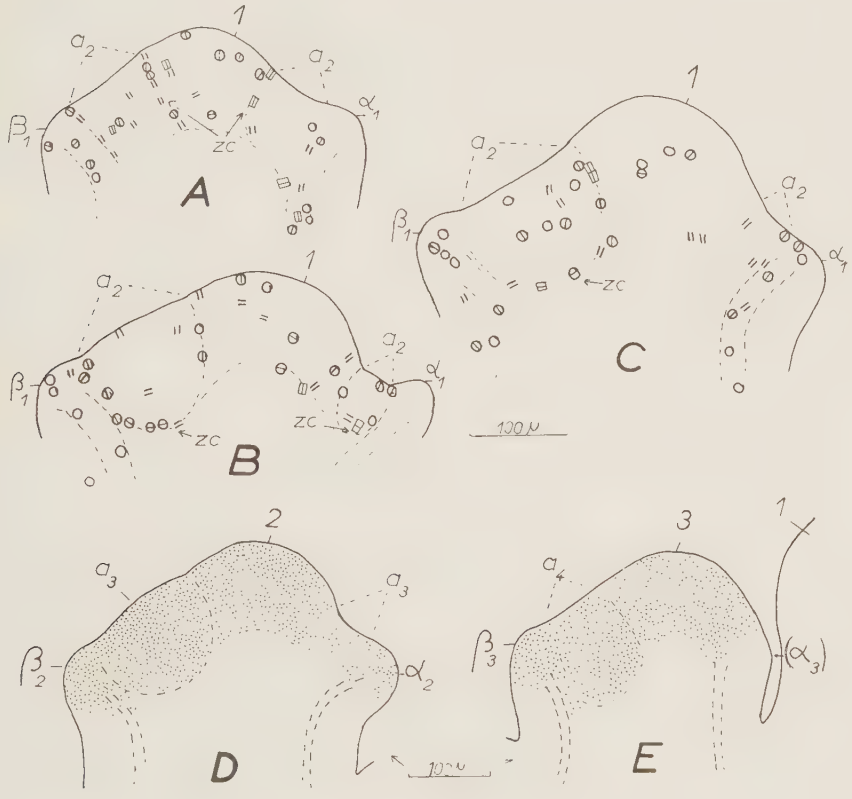


Fig. 31. — Ordre d'initiation des premiers bourgeons de la cyme bipare chez le *N. rustica*.

A, B, C — Coupes longitudinales au niveau du 1er élément de la cyme bipare. Superpositions des relevés de mitoses sur 6 coupes. Initiation *simultanée* en A (les bourgeons a_2 sont en *phase* 2) et B (les bourgeons a_2 sont en *phase* 3). Initiation *basipète* en C.

D — Coupe longitudinale au niveau du 2e élément de la cyme : initiation *basipète* des bourgeons a_3.

E — Coupe longitudinale au niveau du 3e élément de la cyme : passage à la cyme unipare par suite de l'avortement de α_3 ; (une légère protubérance parenchymatisée indique son emplacement).

1, 2, 3, fleurs successives ; α et β, bractées ; *a*, bourgeon.

Soulignons que ces deux premiers bourgeons sont bien formés *à partir d'un même méristème* (alors que dans la cyme unipare le deuxième bourgeon prend naissance au sein du premier) : l'ordre de leur initiation et de leur développement peut donc être étudié comme pour la grappe.

1° — *Ordre d'initiation des bourgeons* a_2

Il arrive souvent que ces deux bourgeons soient *en même phase* sur un même échantillon : l'initiation est alors *simultanée*. Ainsi par exemple sur la figure 2, Pl. XVI, ils sont tous deux en *phase 1* ; sur les figures 3 et 4, même planche, ils sont en *phase 2* (début de formation de la zone en coquille, voir également le relevé de mitoses fig. 31, A). Ces deux bourgeons peuvent avoir une taille sensiblement égale (1) ou très inégale (2) (voir la figure 31, B, où ils sont tous deux en phase 3), dans ce dernier cas c'est toujours celui de α_1 qui est le plus réduit.

Mais l'initiation n'est pas toujours simultanée, en effet le bourgeon de α_1 peut naître avec un retard plus ou moins important sur celui de β_1. Ainsi sur la figure 5, Pl. XVI, et 31, C (texte), a_2 de β_1 est en *phase 3*, celui de α_1 en *phase 1*. Sur la figure 6, Pl. XVI, a_2 de β_1 est en *phase 3-4*, a_2 de α_1 est en *phase 2*. *L'initiation est donc basipète.*

2° — *Ordre de développement des bourgeons* a_2 (Pl. XVI)

Chaque bourgeon après bombement (*phase 4*) s'organise et fonctionne comme le bourgeon a_1 mais dans un plan perpendiculaire. Le plus souvent le bourgeon de β_1 se développe (fig. 7) et s'organise (fig. 8) plus tôt et plus rapidement que celui de α_1 (3). Sur la figure 8, a_2 de β_1 est en *phase 5* (début d'organogenèse et d'allongement), tandis que a_2 de α_1 est en *phase 4* (bombement, primordium homogène) (voir le schéma de la figure 8). *Le développement est donc basipète.* Ce cas est le plus général, cependant le développement des deux bourgeons *peut être simultané* ; on l'observe parfois sur les cymes situées aux extrémités de l'axe principal et des axes secondaires.

Remarques.

1. — Une *initiation simultanée* peut être suivie d'un *développement simultané* ou *basipète*. Dans ce dernier cas, il y a eu activation plus rapide du bourgeon de β_1 ; ce fait est observé pour les cymes de la partie basale

(1) Ce cas est souvent observé pour les cymes de la partie supérieure de l'axe principal (b_n).

(2) Ce cas est toujours observé pour les cymes de la partie inférieure de la portion *a* (b_{n-10}).

(3) Il en est de même chez le *Nicotiana paniculata* (S. Danert, 1958).

de la portion a (b_{n-10}) où l'initiation est souvent simultanée, mais où le développement est toujours basipète.

Par contre, une initiation *basipète* est toujours suivie d'un développement *basipète.*

2. — *L'initiation simultanée* ou *basipète* des deux premiers bourgeons de la cyme bipare a été observée sur un grand nombre de cymes situées à différents niveaux de la grappe *principale,* notamment aux niveaux supérieur (b_n) et inférieur (b_{n-10}). *Nous n'avons jamais observé d'initiation acropète.* Il était en effet indispensable de vérifier si on ne pouvait observer un tel mode d'initiation, notamment pour les cymes situées juste au-dessus (b_{n-10}) des grappes de 3 cymes (b_{n-11}) caractérisées, ainsi que nous l'avons montré, par une initiation *acropète. Le changement du sens d'initiation des bourgeons lorsque l'on passe de la grappe de 3 cymes* (b_{n-11}) *à la cyme bipare* (b_{n-10}) (que l'on pourrait, à la limite, considérer comme une grappe de 2 cymes) *est donc brusque.*

Le mode d'initiation simultané ou basipète des bourgeons a également été vérifié pour les cymes bipares situées à différents niveaux des grappes *secondaires* basales (b_{n-25}) ou supérieures (b_{n-10}). Précisons d'autre part que, dans tous les cas, l'initiation et le développement des *bractées* sont acropètes.

3. — Ce mode d'initiation et de développement des bourgeons sur une telle cyme de type « descendant » est à comparer avec celui observé sur une cyme de type « ascendant », par exemple celle des *Drosera intermedia* et *rotundifolia* (A. Favard, 1963) où l'initiation et le développement des bourgeons sont *acropètes.*

3° — *Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons sur les éléments suivants de la cyme. Passage à la cyme unipare*

Dans certains cas, la cyme du *N. rustica* est unipare dès l'origine : la bractée α_1 étant stérile ou ne se formant pas. Mais le plus souvent la transformation en cyme unipare se fait au niveau des éléments suivants : *2* ou *3.*

Sur la figure 31, D, qui représente une coupe longitudinale au niveau du 2e élément, on voit que les bourgeons a_3 de part et d'autre de la fleur *2* sont *initiés* dans un ordre *basipète,* a_3 de β_2 étant en *phase 3-4,* a_3 de α_2 en *phase 1* (1).

(1) On peut noter ici qu'une bractée *fertile* axillant un bourgeon en *phase 1* (donc non encore individualisé) peut se distinguer d'une bractée *stérile* par le fait que les cellules à son aisselle sont *moins différenciées* ; d'autre part, alors que la bractée stérile est orientée presque verticalement, la bractée fertile est orientée *obliquement* (moins obliquement cependant que chez certaines espèces comme le *Ruta graveolens,* étudié par G. Bersillon, 1956).

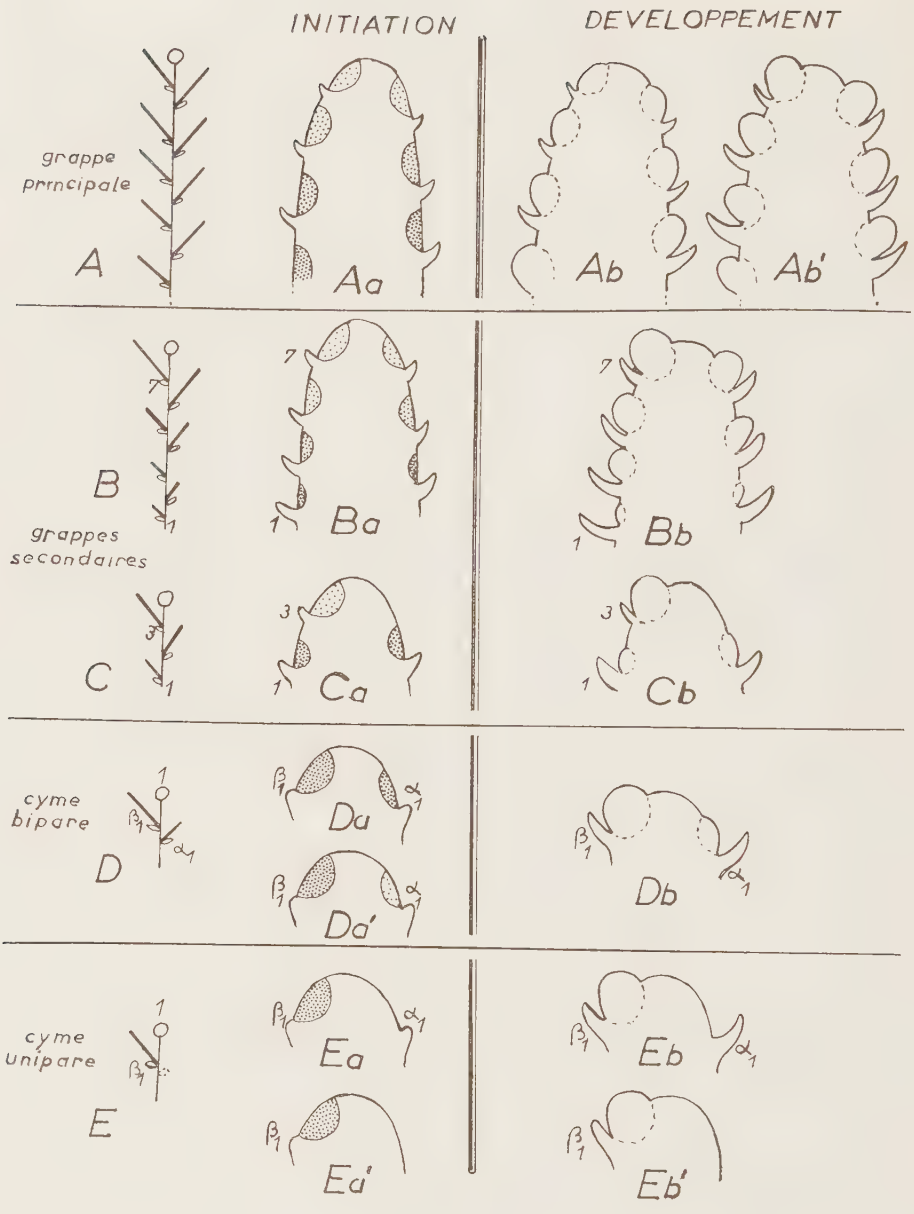


Fig. 32. — Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons qui donneront les cymes sur les différents types d'axes de l'inflorescence du *N. rustica*.

A à E — Schémas indiquant l'importance des cymes axillaires (indiquées par les traits obliques). A — grappe principale de cymes (partie *a* de l'inflorescence) caractérisée par une importance équivalente des cymes axillaires. B et C — grappes secondaires caractérisées par une

Sur la figure 31, E, représentant une coupe au niveau de l'élément suivant, on voit que β_3 axille un bourgeon a_4 ; mais α_3 *a avorté* (une légère protubérance parenchymatisée permet de repérer son emplacement) : *la cyme est maintenant unipare.*

La suite de l'ontogenèse de la cyme se fait d'une façon tout à fait identique à celle décrite pour le *N. glutinosa.*

D. — Tableau récapitulatif concernant l'évolution des méristèmes axillaires sur les différentes parties de l'inflorescence.

Conclusions

Les observations qui ont été faites concernant les directions respectives d'initiation et de développement des bourgeons sur la grappe principale, les grappes secondaires et les cymes bipares, ainsi que les sens de floraison peuvent être rassemblées dans un tableau. Une grande partie de celui-ci : portion supérieure (*a*) de la grappe principale, grappes secondaires de cymes, cymes bipares (autrement dit les axes portant uniquement des cymes) est illustrée par les schémas de la figure 32.

---

importance prépondérante des cymes supérieures (acrotonie) ; noter également la diminution du nombre des cymes axillaires quand on passe de la figure B (grappe secondaire située vers la base de la portion *b* de l'inflorescence) à la figure C (grappe secondaire située plus haut et précédant sur l'axe principal les cymes bipares) (voir fig. 24, A). D — cyme bipare : importance prépondérante de la branche supérieure. E — cyme unipare : la branche supérieure est seule développée.

Aa à Ea' — Schémas théoriques montrant les sens d'initiation des bourgeons ; les plus foncés sont les premiers initiés.
— Initiation acropète en Aa (les bourgeons sont sensiblement égaux), en Ba et Ca (les premiers bourgeons formés sont très réduits).
— Initiation simultanée en Da (le bourgeon inférieur est réduit).
— Initiation basipète en Da'.
— Ea — Initiation du bourgeon de β_1 seulement, α_1 étant stérile.
— Ea' — Une seule bractée fertile β_1.

Ab à Eb' — Schémas théoriques montrant les sens de développement des bourgeons ; les plus bombés sont les premiers développés.
— Développement acropète en Ab devenant bientôt simultané en Ab'.
— Développement basipète en Bb, Cb et Db.
— Eb — Développement du bourgeon de β_1 seulement, α_1 étant stérile.
— Eb' — Développement d'une seule bractée β_1 et de son bourgeon axillaire.

	Grappe principale		*Grappes secondaires de cymes*	*Cymes bipares*
	Portions inférieure et moyenne (grappe de grappes...)	*Portion supérieure (grappe de cymes)*		
Initiation	Acropète	Acropète	Acropète	Simultané ou basipète
Développement	Acropète	Acropète puis simultané	Basipète	Basipète
Floraison	Simultanée	Simultanée	Basipète	Basipète
	Acropète			

Ce tableau permet de mettre en évidence les faits suivants :

1°) *Seules les parties inférieure et moyenne de l'inflorescence principale* (grappe de grappes... n fois, de cymes) *possèdent les principaux caractères de la grappe typique* (initiation et développement acropètes des bourgeons).

2°) *La portion supérieure de l'inflorescence principale* (grappe de cymes) *et les grappes secondaires de cymes s'en approchent par le mode d'initiation acropète des bourgeons* ; mais la première (*grappe principale de cymes*) s'en éloigne déjà par le mode de développement qui, d'abord acropète, devient bientôt *simultané*, et les secondes (*grappes secondaires de cymes*) s'en éloignent davantage par le mode de développement *basipète* des bourgeons (voir fig. 32, rangées A, B et C).

3°) *La cyme bipare s'éloigne encore davantage du type grappe par le mode d'initiation simultanée ou basipète* des bourgeons, dont le nombre est maintenant réduit à 2 (fig. 32, rangée D).

La cyme bipare apparaît donc, aussi bien ontogénétiquement que morphologiquement (voir fig. 24, B, C, D), *comme le résultat d'une transformation de la grappe de cymes* : cette transformation se traduit d'abord par un *changement progressif du sens de développement* des bourgeons (acropète ⟶ simultané ⟶ basipète) en même temps que *leur nombre se réduit lentement*, ensuite par un *changement du sens d'initiation*, mais ce changement n'est pas progressif puisqu'on passe *brusquement* d'une initiation acropète à une initiation simultanée *ou* basipète lorsque le nombre des bourgeons se réduit à 2.

4°) *La cyme unipare apparaît comme l'aboutissement final de cette transformation* (fig. 32, rangée E).

E. — Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels sur une inflorescence chétive.

Discussion

Nous avons vu qu'une inflorescence chétive était caractérisée par un sens de floraison contraire à celui observé sur une inflorescence bien développée, les inflorescences axillaires, en nombre très réduit, s'épanouissant le long de l'axe principal dans un ordre *basipète*.

L'étude ontogénique montre les faits suivants :

1°) *L'initiation des bourgeons le long de l'axe principal est acropète ainsi que le début de leur développement* (quel que soit le stade étudié : début, milieu ou fin de la phase inflorescentielle) : ainsi la figure 33, A, représentant un apex de pied chétif au début de la phase inflorescentielle,

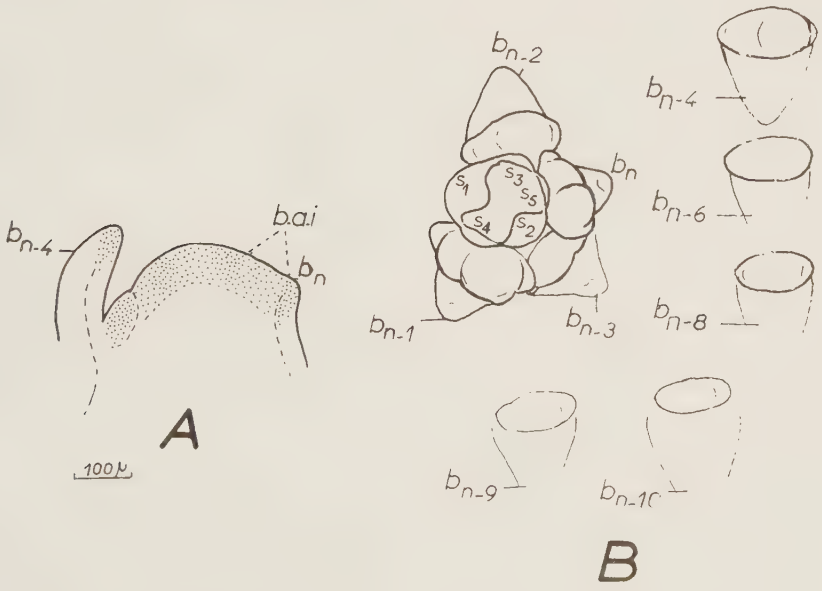


Fig. 33. — Etude d'une inflorescence chétive de *N. rustica*.

A — Coupe longitudinale axiale dans le méristème inflorescentiel montrant l'initiation et le début de développement acropètes des bourgeons (celui de b_{n-4} est en *phase 3-4*, celui de b_n en *phase 1*).

B — Etude, sous la loupe binoculaire, d'une jeune inflorescence dont la fleur terminale est formée ; les cymes de la partie supérieure (b_n, b_{n-1}) se développent avant les cymes situées plus bas (b_{n-3}, b_{n-4}) qui se développent elles-mêmes avant les grappes secondaires qui sont réduites à l'état de bourgeon en b_{n-9} et b_{n-10}.

b_n, dernière bractée ; *S*, sépale de la fleur terminale ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel.

montre que le bourgeon de b_{n-4} est en *phase 4,* celui de b_n en *phase 1.* Les faits sont donc identiques à ceux observés sur apex vigoureux.

2° *La suite du développement est nettement basipète.* L'étude d'un échantillon dont la fleur terminaae est ébauchée (stade à 5 sépales, S_1 à S_5, fig. 33, B), montre que seuls les trois derniers bourgeons ont évolué en cymes : les cymes de b_n et b_{n-1} sont sensiblement équivalentes, celle de b_{n-2} est moins développée ; celles de b_{n-3}, b_{n-4}, b_{n-6} sont encore à peine organisées ; les bourgeons situés plus bas, qui donneront les grappes de cymes, n'ont pratiquement pas encore évolué, ils se développeront plus tardivement plus ou moins simultanément ou dans un ordre basipète.

Le développement sur l'ensemble de l'inflorescence est donc basipète. La comparaison des figures 3, Pl. XIV, et 33, B (texte) montre que l'on est passé pour la portion supérieure de l'inflorescence (b_n à b_{n-8}) d'un développement simultané à un développement basipète et pour les portions moyenne et inférieure (très réduites sur un pied chétif) (1) d'un développement acropète à un développement simultané ou basipète. *Le développement sur l'ensemble de la grappe principale, après une courte phase acropète, est donc basipète sur une inflorescence chétive* (2), *alors qu'il est acropète sur une inflorescence vigoureuse.*

Sur les inflorescences *secondaires,* le développement est par contre toujours *basipète,* quelle que soit la vigueur.

On peut donc observer ici, comme nous l'avons fait à propos du *N. tabacum,* que les conditions de culture défavorables à la croissance de la plante ne *modifient pas seulement sa vigueur, mais perturbent également son mode de développement et par suite son mode de floraison.* Mais les faits sont plus frappants ici, puisque le sens de développement est inversé (acropète ⟶ basipète), alors que chez le *N. tabacum* il était seulement modifié (simultané ⟶ basipète).

Notons que les inflorescences choisies pour cette étude appartenaient à des pieds extrêmement chétifs, cultivés en pots de faible calibre (8 cm), ceci afin de mettre plus facilement en évidence les modifications observées. Mais tous les intermédiaires peuvent exister suivant le degré de vigueur de la plante, entre le mode de développement nettement basipète et le mode de développement nettement acropète.

(1) La limite inférieure d'une inflorescence chétive se situe à peu près au niveau b_{n-12}. Sur une inflorescence vigoureuse, elle est située beaucoup plus bas (b_{n-25} à b_{n-30}).

(2) Le développement est donc devenu assez proche de celui observé sur les grappes secondaires, mais sur les grappes secondaires, la phase acropète est réduite à l'extrême ou n'existe pas, le développement basipète succédant immédiatement à l'initiation acropète.

On pourra observer d'autre part que si les variations dans la vigueur de la plante apportent des modifications au niveau de la partie supérieure de l'inflorescence (portion *a* = grappe de cymes), c'est principalement au niveau des parties moyenne et inférieure (*b* et *c*) qui portent les grappes de cymes, que ces modifications sont les plus profondes. Les photographies 2 et 4 de la planche X rendent ces faits très évidents : sur la portion *a* de l'inflorescence chétive la floraison est basipète, mais les différences dans les divers degrés d'épanouissement sont peu marquées (1) et le nombre des cymes axillaires est peu différent de celui observé sur une inflorescence vigoureuse (7 à 9 au lieu de 10 à 12) (2) ; au niveau des portions *b* et *c* par contre les différences sont très profondes : sur l'inflorescence chétive, les grappes axillaires se forment mais ne se développent pas en général, ou seulement très tardivement (les fleurs les plus âgées restent le plus souvent à l'état de bouton) et leur nombre est extrêmement réduit par rapport à celui observé sur une inflorescence vigoureuse ; le passage à la portion végétative est par suite très rapide.

Ces grappes latérales des parties *b* et *c* qui présentent un maximum de développement sur les inflorescences vigoureuses constituent très vraisemblablement ce que H. J. Maresquelle (1964) appelle, à propos de divers types d'inflorescences, « inflorescences de renfort » (« Bereicherungstriebe » de A. Braun, 1851, et de W. Troll, 1950), la floraison de renfort étant « l'ensemble des phénomènes de floraison (fleurs ou inflorescences), qui s'ajoutent à la floraison minimale, quand la vigueur de la croissance le permet ». La grappe principale de la partie *a* correspondrait ici à la « floraison minimale ».

On voit cependant que, chez le *N. rustica,* cette « floraison minimale » peut être elle-même modifiée puisque la floraison, simultanée sur l'inflorescence vigoureuse, est basipète sur l'inflorescence chétive.

D'autre part les inflorescences latérales des pieds vigoureux de *N. rustica,* qui correspondent aux « inflorescences de renfort » ne sont pas, ainsi que nous l'avons vu, ni morphologiquement (acrotonie), ni ontogénétiquement (développement basipète) identiques à l'inflorescence principale, alors que dans les cas les plus fréquents, les inflorescences de renfort *répètent* l'inflorescence principale (W. Troll, 1950 ; H. J. Maresquelle, 1964 ; Y. Sell, 1964).

Il faut souligner également que ces inflorescences de renfort fleurissent ici, le long de l'axe principal, dans un ordre *simultané,* ou même *acropète,* ce qui paraît être un fait rare, *le cas général* étant, d'après

(1) Seules les deux premières cymes sont souvent réduites à l'état de bourgeon.

(2) Sur la figure 2, la partie *a,* non encore allongée, peut paraître plus réduite que sur la figure 4 où cette partie a subi un début d'allongement et dont le grossissement est d'autre part supérieur à celui de la figure 2.

H. J. Maresquelle, *la floraison basipète* : il y aurait donc ici « *racémisation* ». Le passage au développement acropète a été observé par cet auteur (1961) chez les *Solidago canadensis* L. et *serotina* Ait., ainsi que par Y. Sell (1964 *b*) chez *Veronica chamaepitys* Griseb. (1).

(1) Chez *Veronica chamaepitys* les inflorescences latérales de renfort fleurissent dans un ordre acropète *après* la grappe principale qui s'épanouit toujours la première. Chez le *Nicotiana rustica* les inflorescences latérales correspondant aux inflorescences de renfort (parties *c* et *b*) s'épanouissent dans un ordre acropète (ou simultanément) *avant* la grappe de cymes principale (partie *a*).

LE *NICOTIANA NUDICAULIS* Watson

Chapitre I

ETUDE MORPHOLOGIQUE

L'aspect général du *N. nudicaulis* est très différent de celui des espèces précédentes (Pl. XVII, fig. 1). De petite taille (une trentaine de cm de hauteur environ), la plante adulte est constituée de deux parties bien distinctes : une partie en rosette et une partie allongée.

La rosette comporte de 12 à 15 feuilles alternes très étalées. Du centre de cette rosette s'élève un axe grêle de 30 à 35 cm de hauteur qui porte latéralement de 3 à 6 inflorescences axillaires. Cet axe principal est entouré à l'état adulte, par 4 à 6 inflorescences latérales partant de l'aisselle des dernières feuilles de la rosette et pouvant atteindre, en fin de végétation, une taille égale aux trois quarts de celle de l'axe principal, si les pieds sont cultivés en jardin et en pleine terre (Pl. XVII, fig. 2). Si les pieds sont cultivés en serre et en pots ces inflorescences latérales ont un développement moindre.

Nous examinerons successivement les deux parties principales de la plante : la partie allongée et la partie en rosette.

I. — La partie allongée
(Fig. 34)

Dans cette partie, l'axe principal (I) qui s'achève par une fleur terminale *FL. T.* porte de 3 à 6 inflorescences latérales (II) disposées en *grappe* (5 dans l'échantillon représenté fig. 34 : b_n à b_{n-4}) : la disposition de leurs bractées axillantes est *alterne*. La développée de l'axe (B) montre que *deux hélices* peuvent être tracées (contiguïté par chevauchement entre b_{n-4} et b_{n-2}, par juxtaposition entre b_{n-2} et b_n ; b_{n-3} et b_{n-1} sont contiguës par léger chevauchement) (1).

Les bractées axillantes sont en général réduites à l'état de languettes, seules les plus basales peuvent être assez développées (principalement dans les cultures faites en serre).

(1) Ce relevé montre la disposition des segments bractéaux de b_n à b_{n-8}. A cause du manque de place, seuls les numéros d'ordre ont été indiqués.

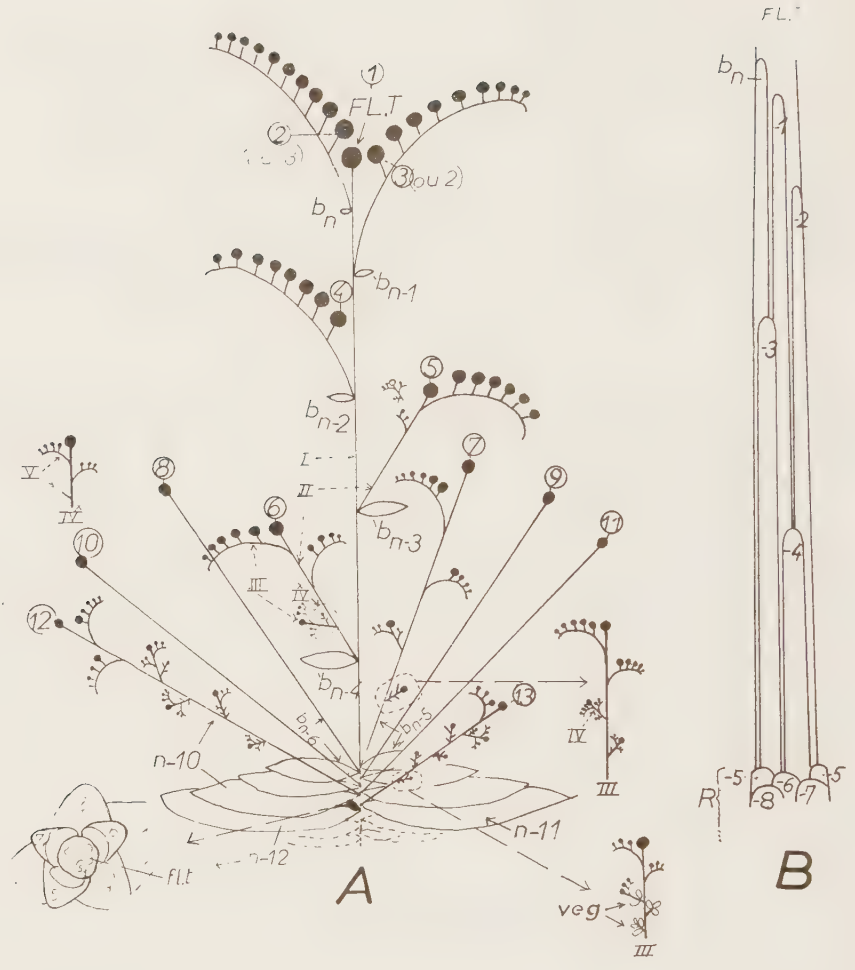


Fig. 34. — Etude du *N. nudicaulis*.

A — Aspect général de la plante adulte. L'axe principal s'achève par une fleur terminale *FL. T.* Il porte, dans sa partie allongée, des cymes (b_n à b_{n-3}) et une grappe complexe de cymes (b_{n-4}). Dans la partie en rosette, l'axe principal porte des grappes complexes de cymes ; le passage à la partie purement végétative de la plante est progressif : les rameaux axillaires, en *n-10*, *n-11*, etc... passent par une courte phase végétative avant de devenir inflorescentiels.

Pour rendre la figure plus claire, il n'a été tenu compte ni des hypomérithalles ni des bourgeons surnuméraires dont la planche XVII montre l'existence.

B — Développée de l'axe inflorescentiel (partie allongée et 1/3 supérieur de la rosette, *R*) montrant la possibilité de tracer deux hélices.

FL. T., fleur terminale ; b_n, dernière bractée ; *vég.*, bourgeon végétatif ; les nombres encerclés indiquent l'ordre d'épanouissement.

Les inflorescences secondaires sont, du haut en bas de l'axe principal :

a) *Des cymes unipares.* Sur la figure 34, A, on peut en observer 3 à l'aisselle de b_n, b_{n-1}, b_{n-2}. En général, le nombre de fruits ou de fleurs portés par ces cymes est d'autant plus grand que la cyme est située plus haut sur l'axe. Les différences toutefois sont très faibles.

b) Sous les cymes unipares se situe souvent une *cyme bipare.* Il y en a une ici à l'aisselle de b_{n-3}. Sa branche inférieure est très peu développée (cyme de type « descendant »). Le nombre de fleurs portées par la branche supérieure est légèrement inférieur à celui des cymes unipares situées plus haut (b_{n-2}).

Notons que assez souvent sur cette cyme, la branche inférieure n'est pas elle-même une cyme, mais une petite grappe de cymes. Il ne semble pas alors que l'on puisse parler véritablement de cyme bipare.

Assez fréquemment la partie basale de l'axe principal allongé porte une ou deux *grappes complexes de cymes.*

Il y en a une sur l'échantillon de la figure 34, A, en b_{n-4}. Cette grappe secondaire (II) porte des cymes dans sa partie supérieure et dans sa partie inférieure une grappe complexe de cymes (III) (1).

Ces inflorescences tertiaires sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus haut sur l'axe secondaire : alors que la cyme supérieure porte 4 ou 5 fruits, la grappe tertiaire de la partie inférieure nécessite souvent pour être observée une dissection sous la loupe (ses fleurs sont réduites à l'état d'ébauche ou de primordium). Il y a donc ici *acrotonie* (2).

Cette acrotonie peut également être observée aux degrés suivants de la ramification : considérer successivement sur l'inflorescence axillaire de b_{n-4}, les axes III, IV et V (voir le détail de l'axe IV, à gauche de la figure).

En général, les axes V (ou IV) les plus inférieurs ne se développent pas, ils sont réduits à l'état de *bourgeons indifférenciés* ne donnant ni fleurs ni feuilles.

L'ensemble des faits suivants : fleurs des rameaux les plus inférieurs réduites à l'état d'ébauche ou de primordium, présence de bourgeons indif-

(1) Toutes les inflorescences axillaires (cymes ou grappes de cymes), quel que soit leur ordre, sont axillées par des bractées alternes. Dans un but de simplification ces bractées n'ont pas été représentées sur le schéma de la figure 34, A.

(2) Nous n'avons pas parlé d'acrotonie pour l'axe principal, car les différences dans les divers états de développement (nombre de fruits ou fleurs) des inflorescences secondaires sont très faibles. D'autre part, la longueur de ces inflorescences est très variable. Celles de la base de l'axe principal peuvent avoir une taille supérieure à celles du sommet.

férenciés, bractée axillante (ici b_{n-4}) assez développée, permettent d'observer que la (ou les) grappe complexe située à la base de la partie allongée a un caractère floral moins accentué que celui des inflorescences situées plus haut et qui sont des cymes. Une remarque identique avait été faite à propos des grappes complexes secondaires du *N. rustica*.

L'inflorescence du *N. nudicaulis* est donc, dans cette partie allongée de la plante, une *grappe (terminée) de cymes* qui se complique souvent par l'addition, dans sa partie basale, de une ou deux grappes complexes de cymes.

Remarque.

Les inflorescences secondaires ne sont pas situées à l'aisselle de leurs bractées axillantes mais sont « emportées » sur l'axe principal, comme chez le *N. rustica*, sur une hauteur souvent importante (jusqu'à 10 ou 15 cm) (hypomérithalle de F. Bugnon, 1956) (Pl. XVII, figures 1 et 3, *HP*) (ces déplacements n'ont pas été représentés sur le schéma de la figure 34, A).

Très souvent les deux dernières cymes unipares se trouvent insérées à un même niveau (Pl. XVII, figure 3). Elles forment une fourche au creux de laquelle se situe la fleur terminale *FL. T.* L'extrémité de l'inflorescence simule alors une cyme bipare (l'étude ontogénique confirmera l'interprétation en grappe).

Dans certains cas, la fleur terminale n'est pas située dans le creux de la fourche, mais se trouve « déportée » sur l'axe de la dernière cyme.

II. — La partie en rosette

Les inflorescences de la partie en rosette sont des *grappes complexes de cymes* comparables à celle qui vient d'être décrite pour b_{n-4} : elles portent dans leur partie supérieure des cymes et dans leur partie inférieure des grappes complexes de cymes (voir figure 34, A, b_{n-5}).

Ces grappes secondaires sont axillées par des feuilles de taille intermédiaire entre les languettes de la partie allongée et les larges feuilles d'une grande partie de la rosette (voir Pl. XVII, les dernières feuilles de la rosette b_{n-4}, b_{n-5}). Bien que ce terme puisse paraître impropre, nous les appellerons « bractées » par analogie avec les termes adoptés pour le *N. rustica* (nous avons appelé « bractée » toute formation axillant une inflorescence).

Ces « bractées », en disposition *alterne*, peuvent être réparties sur *deux hélices* (fig. 34, B, *R*) (contiguïté par chevauchement des bractées de

rang $n + 2$) qui prolongent les deux hélices foliaires (non représentées sur la figure). Elles sont elles-mêmes prolongées par les deux hélices bractéales de la partie allongée.

Si l'on considère les grappes secondaires situées de plus en plus bas sur la rosette, on voit que le nombre de grappes complexes d'ordre III qu'elles portent augmente (voir *n-10*) (1), mais leur développement est de moins en moins poussé : la plupart des fleurs sont réduites à l'état d'ébauche ou de primordium et les bourgeons nés sur les axes d'ordre III ou IV les plus inférieurs commencent à évoluer végétativement (voir *veg* du rameau de *n-11*).

Plus bas encore sur la rosette, les rameaux axillaires sont réduits à l'état de bourgeon. En *n-12*, la dissection montre ici (fig. 34, A, à gauche) un bourgeon devenu inflorescentiel après une phase végétative comportant 3 ou 4 feuilles.

Ainsi passe-t-on très progressivement de la partie inflorescentielle à la partie purement végétative de la plante qui est très réduite (4 à 6 premières feuilles).

En conclusion, bien que l'on puisse distinguer chez le *N. nudicaulis* deux parties bien distinctes : une partie en rosette et une partie allongée, *il n'y a pas,* si l'on considère la structure des inflorescences axillaires, *de limite nette entre la partie inflorescentielle et la partie végétative de la plante.* Par ce fait, le *N. nudicaulis* est proche du *N. rustica.*

Remarques.

On peut observer chez cette espèce, comme chez les espèces précédentes, des *bourgeons surnuméraires* (*b. s.,* Pl. XVII, fig. 1 et 3) presque à tous les niveaux de l'inflorescence (axe principal allongé, grappes secondaires, cymes). Ces bourgeons ne seront pas étudiés en détail ici. Notons seulement que la structure des bourgeons surnuméraires *primaires* (premiers formés) est *toujours plus complexe* que celle de l'inflorescence axillaire principale correspondante et qu'ils sont, en général, d'autant plus développés qu'ils sont situés plus haut sur l'axe qui les porte (d'ordre I ou II) (*acrotonie*). Ces faits avaient été également observés chez le *N. tabacum* et sur les inflorescences secondaires du *N. rustica.*

Lorsque des bourgeons surnuméraires *secondaires* (seconds formés) sont présents (ils le sont en général dans la partie *supérieure* de l'inflorescence principale), ils sont réduits à l'état de minuscules bourgeons indifférenciés (ils ne donneront ni fleurs ni feuilles).

(1) Comme chez le *N. rustica,* les formations axillantes de la zone de transition sont désignées par *n* suivi du numéro d'ordre.

Chapitre II

ETUDE ONTOGENIQUE

Dans un premier paragraphe nous observerons l'évolution du méristème apical lors de l'édification de la partie en rosette, puis de la partie allongée de la plante. Dans le paragraphe suivant nous étudierons, dans un but de comparaison avec ce qui a été observé chez les espèces précédentes, comment naissent et évoluent les uns par rapport aux autres, sur l'axe principal, les bourgeons qui sont à l'origine des inflorescences latérales.

I. — Evolution du méristème apical

Nous appellerons ici, comme nous l'avons fait pour le *N. tabacum*, « *phase en rosette* » la phase durant laquelle se construit la partie en rosette de la plante, et « *phase d'allongement* » la phase durant laquelle se construit la partie allongée de la plante. Nous verrons un peu plus loin ce qui caractérise ces deux phases chez ces deux espèces.

A. — La phase en rosette

Durant cette phase se construit la partie purement végétative de la plante (qui est, ainsi que nous l'avons vu, très réduite) et la partie qui porte les *grappes complexes latérales* que nous venons de décrire (fig. 34, A).

1°) L'apex représenté figure 1, Pl. XVIII, est celui d'une jeune plante ayant 6-7 feuilles : il forme des bourgeons qui évolueront en inflorescence après avoir passé par une phase végétative plus ou moins courte (niveau approximatif *n-12* sur la fig. 34, A).

L'anneau initial *a. i.* y est reconnaissable ; les relevés de mitoses de la figure 35, A, montrent que l'activité mitotique est essentiellement latérale, on peut observer à l'aisselle de f_n (coupée ici sur son bord) des mitoses anticlines de régénération.

Sous l'anneau initial et le méristème d'attente *m. a.*, le méristème médullaire *m. m.* peu actif donne naissance à une large moelle (d = 310 μ, à 165 μ de la surface de l'apex) constituée de cellules aplaties transversalement (fig. 36, A).

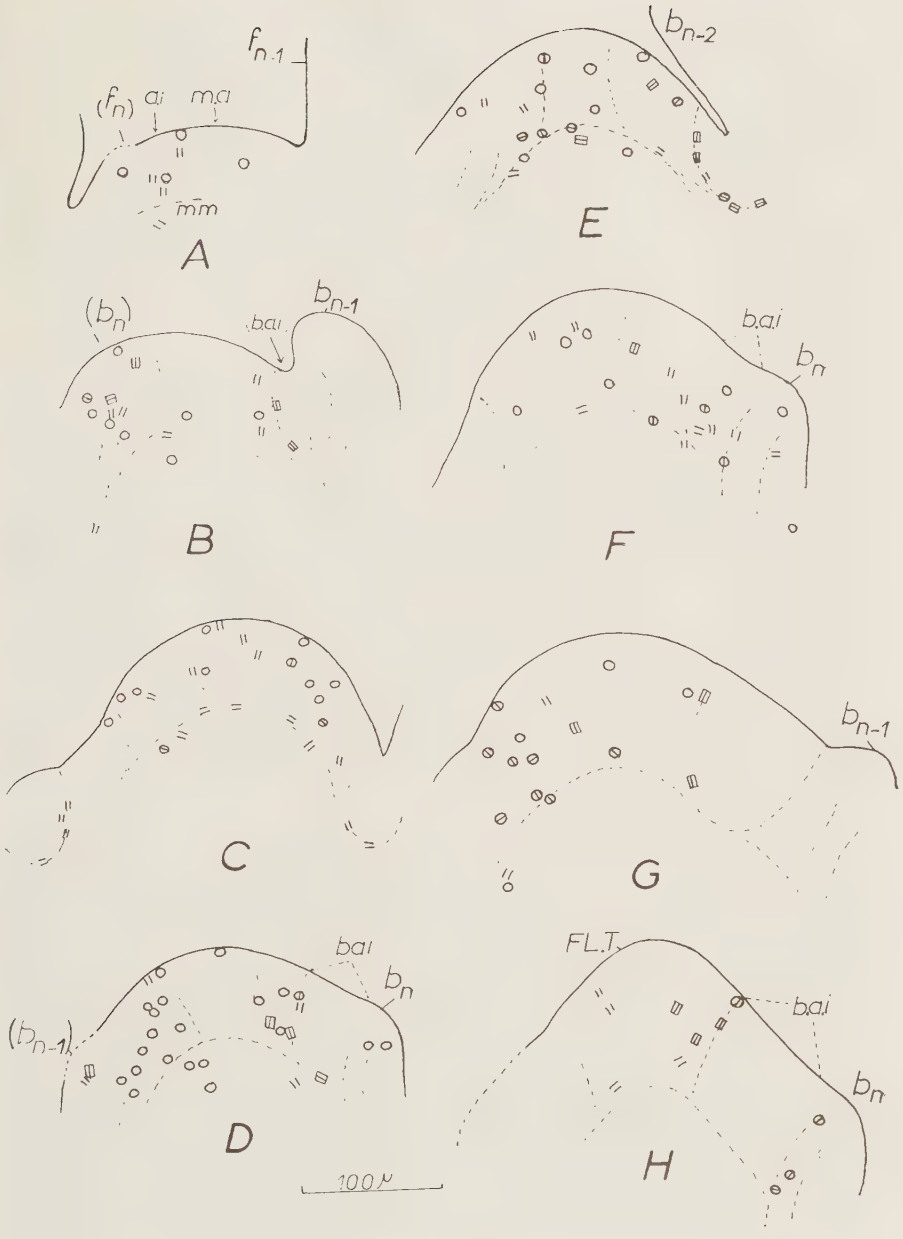


Fig. 35. — Superpositions de relevés de mitoses de 7 coupes longitudinales axiales. A, milieu de la phase en rosette ; B et C, fin de la phase en rosette ; D à H, stades successifs de la phase d'élongation.

f_n, b_n, dernière feuille ou dernière bractée ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel ; *a. i.*, anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire.

A ce stade, la surface de l'apex est légèrement convexe. Son diamètre, entre les dernières ébauches, est de 145 μ.

L'observation d'un apex plus jeune (non représenté) montre une structure identique.

2°) Les figures 2 et 3, Pl. XVIII, représentent des apex plus âgés, fixés vers la *fin* de la phase en rosette et coupés suivant deux plans sensiblement perpendiculaires. Les méristèmes axillaires qui prennent naissance donneront chacun une *grappe complexe de cymes* (niveau approximatif : b_{n-7}, b_{n-6}, fig. 34, A).

La convexité de l'apex, dont le diamètre est sensiblement le même qu'au stade précédent, a un peu augmenté. On peut remarquer que la moelle est moins large (190 μ au lieu de 310 précédemment, toujours à 165 μ de la surface de l'apex) et ses cellules n'y sont plus aplaties.

On peut observer une *zonation* (1) ; elle est très nette sur l'échantillon de la figure 2 dont le plan de coupe passe par le plan médian de b_{n-1} et par *n-5* (b_n est un primordium naissant à peine visible à la loupe). *L'activité mitotique* est essentiellement *latérale* (fig. 35, B) ; on peut observer des mitoses anticlines au-dessus du bourgeon en formation (*b. a. i*) à l'aisselle de b_{n-1} ; sur le flanc opposé, où les coupes passent par le bord de b_n, les mitoses sont nombreuses.

Sur l'échantillon de la figure 3 coupé sensiblement perpendiculairement à celui-ci, la zonation est un peu moins nette. Le relevé de mitoses de la figure 35, C, montre des mitoses dans la région centrale.

La *naissance* des bourgeons axillaires inflorescentiels est *assez précoce*. Sur la figure 2, Pl. XVIII, un bourgeon encore très étroit (*b. a. i*) commence à se former (*phase 1-2*) à l'aisselle de b_{n-1} qui est une très jeune ébauche. Mais leur *développement* paraît *lent*, en effet on peut observer sur la figure 3, Pl. XVIII, que les ébauches déjà avancées de b_{n-3} et b_{n-4} axillent des bourgeons qui, bien que nettement individualisés, ne se sont pas encore développés (ou à peine) (*phase 3* - début *4*).

On peut d'autre part remarquer leur position très différente de celle des bourgeons situés plus bas. L'un d'eux est visible sur la figure 2, Pl. XVIII, à *n-5*. Il s'agit très probablement d'un bourgeon qui donnera une inflorescence (grappe complexe de cymes) après avoir passé par une phase végétative plus ou moins courte (niveau approximatif *n-11*, *n-12* sur la figure 34, A). Alors que ce dernier est inséré entièrement sur sa feuille

(1) Nous procéderons ici de la même façon que celle employée pour l'étude des espèces précédentes lorsqu'il s'agissait d'examiner le méristème apical donnant naissance à des bourgeons axillaires *inflorescentiels*. Nous nous bornerons donc à décrire les faits observés sans en donner encore d'interprétation (voir plus loin).

axillante (1), ceux formés un peu plus tard ont leur insertion principalement sur la tige.

Pendant toute la durée de cette phase en rosette les feuilles et bractées qui axillent les grappes complexes se succèdent à un rythme lent (elles sont formées en 3 mois environ) ; sous la loupe on peut observer que l'apex n'est entouré que d'un seul primordium et une seule jeune ébauche (schéma de la fig. 3, Pl. XVIII).

B. — La phase d'allongement

Elle correspond à la construction de la partie allongée de la plante, c'est-à-dire à une partie purement inflorescentielle (fig. 34, A).

Cette phase est très courte (8 à 15 jours), car les bractées, peu nombreuses (3 à 6), se forment à un rythme accéléré ; la dissection à la loupe montre que le nombre de primordiums et de jeunes ébauches entourant l'apex est plus grand que lors de la phase précédente (schéma de la fig. 2, Pl. XIX).

Les principales modifications observées consistent en une *accentuation de la hauteur de l'apex,* une *augmentation de son diamètre* et une *naissance très précoce des bourgeons axillaires.*

On pourra d'autre part remarquer un *début* d'allongement de l'axe, mais celui-ci est extrêmement faible et repérable seulement à la loupe (l'apex apparaît plus saillant) ou sur coupes longitudinales. En effet, à la *fin* de la phase inflorescentielle, marquée par la formation de la dernière bractée, l'apex est encore complètement enfoui au sein de la rosette et invisible à l'œil nu.

La figure 1, Pl. XIX, représente un apex édifiant la base de la partie allongée. Sa hauteur est déjà nettement plus importante qu'au stade précédent (comparer les niveaux de b_n ou b_{n-1}, sur les fig. 2, Pl. XVIII, et 1, Pl. XIX) et son diamètre est plus important (d = 210 μ de b_n au bord de b_{n-1}). A l'aisselle de b_n, qui est un primordium naissant, on peut déjà distinguer un bourgeon axillaire *b. a. i.* en début de formation (*phase 1*).

Une *zonation* est nettement visible. On peut en effet distinguer deux zones latérales plus colorées que la région centrale et beaucoup plus actives (fig. 35, D).

Dans un plan de coupe perpendiculaire à celui-ci (plan passant par b_{n-2} et b_{n-6}), la zonation est également nette et l'activité mitotique principalement latérale (fig. 35, E).

A un stade un peu plus âgé (Pl. XIX, fig. 2) (*milieu* de la phase d'élon-

(1) Une position à peu près identique du bourgeon axillaire a été observée chez le *Poterium sanguisorba* par R. Phelouzat (1963).

gation) la hauteur de l'apex a encore augmenté ; son diamètre par contre est sensiblement le même.

Une zonation y est visible, toutefois elle est un peu moins nette qu'au stade précédent. On observe d'autre part sur la figure 35, F, des mitoses dans la région centrale.

Un stade plus avancé (un peu avant la fin de la phase inflorescentielle) est montré figure 3, Pl. XIX. La coupe passe par b_{n-1} qui axille un volumineux bourgeon en *phase 3-4*, et par le bord de b_{n-2}. La zonation ici est très estompée. Quelques mitoses sont observées dans la région centrale mais c'est sur le flanc gauche de l'apex, au-dessus du bourgeon de b_{n-2}, qu'elles sont les plus nombreuses (fig. 35, G).

La *fin* de la phase inflorescentielle est marquée par la formation de la dernière bractée b_n qui précède la naissance du premier sépale S_1 de la fleur terminale *FL. T.* (Pl. XX, fig. 1). Cette dernière se présente sous la forme d'un primordium de 132 μ de diamètre très faiblement zoné ; les mitoses, peu nombreuses sur cet échantillon, sont latérales (fig. 35, H). A l'aisselle de b_n, le dernier bourgeon inflorescentiel *b. a. i.*, très volumineux, est en *phase 2*, il est beaucoup plus volumineux que les bourgeons situés un peu plus bas en même phase (voir *b. a. i.* de la fig. 2, Pl. XIX). Les figures 2 et 3, Pl. XX, montrent deux stades plus âgés : en même temps que naît le 1er sépale S_1, le dernier bourgeon achève de s'individualiser (la fig. 2 montre la fin de la formation de la zone en coquille *z. c.*) et commence à se développer rejetant sur le côté la fleur terminale *FL. T.* (fig. 3).

On peut observer ici le méristème médullaire et la moelle sous-jacente. Alors que le méristème médullaire (dont la limite inférieure est difficile à préciser) était constitué, lors de l'édification de la rosette, de cellules aplaties et donnait naissance à une moelle large aux cellules également aplaties (fig. 36, A), il est formé maintenant de cellules plus allongées et donne naissance à une moelle étroite (190 μ de largeur au lieu de 310, à 165 μ de la surface de l'apex) dont les cellules s'allongent rapidement (fig. 36, B). Comme l'ont observé G. Bersillon (1958 *a*) chez l'*Aquilegia vulgaris* (au niveau de la jeune hampe florifère) et R. Phelouzat (1963) chez l'*Agrimonia eupatoria* (pendant la phase végétative d'élongation), *l'allongement que subira l'axe est déjà visible au niveau du méristème médullaire et de la moelle sous-jacente qui montrent une élongation rapide de leurs cellules,* « la multiplication cellulaire en vue de l'allongement étant la seconde caractéristique de la plante en élongation » (R. Phelouzat).

Les entre-nœuds qui subiront un grand allongement sont donc caractérisés, chez le N. nudicaulis, par une élongation précoce de leurs cellules médullaires. Les mécanismes d'allongement sont donc ici nettement dif-

férents de ceux observés pour le *N. tabacum* chez lequel les futurs entre-nœuds longs possèdent, au contraire, des cellules de petite taille se divisant activement, *la multiplication cellulaire précédant chez cette espèce l'allongement cellulaire.*

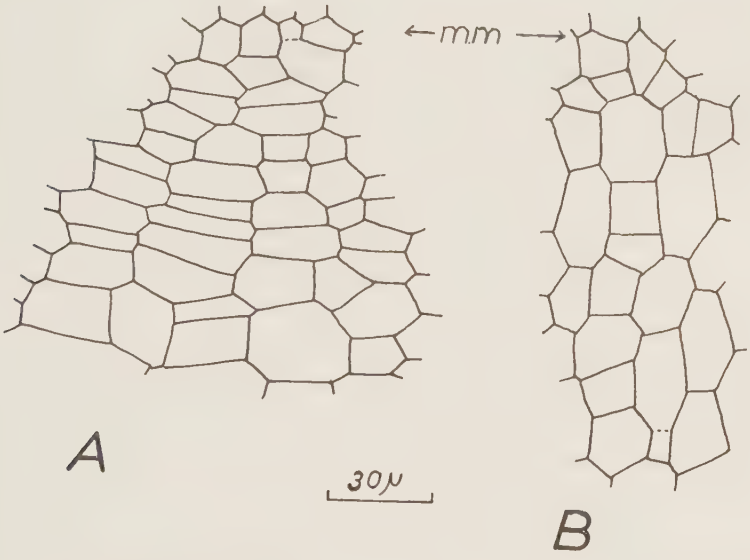


Fig. 36. — Aspect des cellules du méristème médullaire *m. m.* et de la moelle sous-jacente :
A — d'un apex édifiant la partie en rosette ;
B — d'un apex édifiant la partie allongée (apex fixé un peu avant la fin de la phase inflorescentielle).

Remarque.

Il est intéressant de comparer ici les phases en rosette et les phases d'allongement des *N. tabacum* et *N. nudicaulis.*

a) Chez le *N. tabacum* (fig. 37, A) nous avons observé une phase *en rosette* (*a*) (phase durant laquelle s'édifie la partie en rosette de la plante). Il s'agit plutôt d'une « pseudo-rosette », car les entre-nœuds s'allongeront ultérieurement quelque peu. Cette phase est *purement végétative.*

A cette phase succède une *phase d'élongation* (*b*) (phase durant laquelle se construit la partie allongée de la plante) pendant laquelle se forment de 25 à 35 feuilles, puis les 5 à 8 premières bractées de l'inflorescence. Elle est donc *végétative, puis inflorescentielle.*

La longueur importante de cette phase fait que les entre-nœuds commencent à s'allonger, alors que l'apex continue à fonctionner (l'allongement devient sensible, au-dessous de l'apex, au niveau de la 12e ou

15e ébauche comptée à partir du sommet). *La plante prend donc progressivement de la hauteur avant que s'achève l'ontogenèse de l'axe principal.*

Lorsque celle-ci se termine (formation de la dernière bractée), la plante a environ une trentaine de cm de hauteur (*b*). L'allongement qui succède à l'ontogenèse est ensuite très important (*c*) (hauteur de la plante adulte : 1 m 50 environ).

b) Chez le *N. nudicaulis* (fig. 37, B), il y a également une *phase en rosette* et une *phase d'allongement*. Mais elles ne sont pas équivalentes à celles du *N. tabacum*.

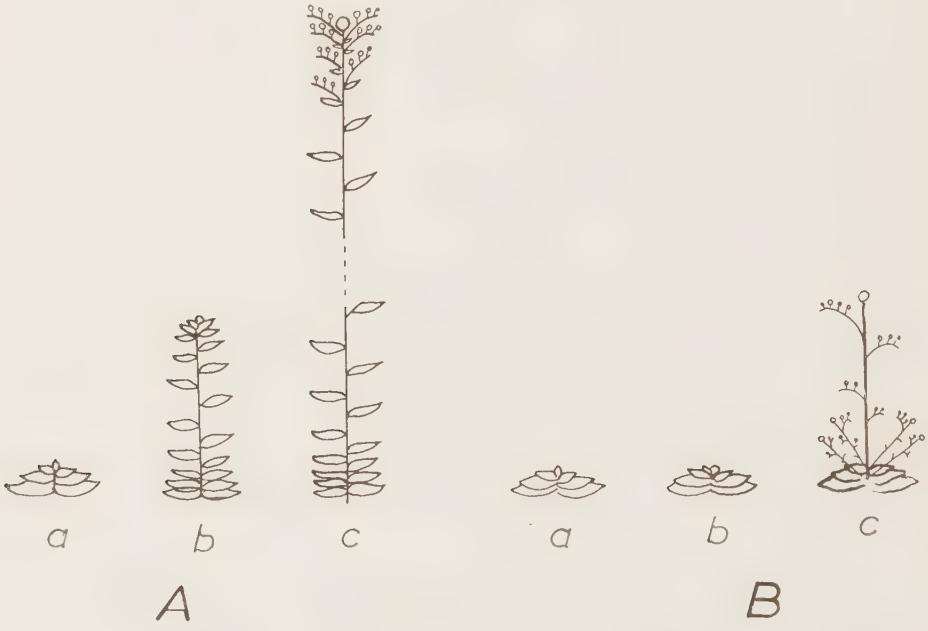


Fig. 37. — Représentation schématique des phases en rosette et des phases d'allongement chez le *N. tabacum* et le *N. nudicaulis*.

A — *N. tabacum* :

a — Phase en rosette (phase durant laquelle se construit la partie en rosette de la plante) : elle est végétative (voir *c*).

b — Phase d'allongement (phase durant laquelle s'édifie la partie allongée de la plante) : elle est végétative puis inflorescentielle (voir *c*).

c — L'élongation qui succède à l'ontogenèse est importante.

B — *N. nudicaulis* :

a — Phase en rosette (édification de la partie en rosette de la plante) : elle est végétative puis inflorescentielle (formation de grappes complexes latérales) (voir *c*).

b — Phase d'allongement (édification de la partie allongée de la plante) : elle est inflorescentielle (voir *c*). La plante est toujours en rosette.

c — L'élongation qui succède à l'ontogenèse est importante.

La phase en *rosette* (*a*) (il s'agit ici d'une vraie *rosette*) est végétative puis *inflorescentielle* (formation de grappes complexes latérales) (voir *c*).

A l'édification de la rosette fait suite une phase *d'allongement durant laquelle se construit la partie allongée de la plante. Elle est donc purement inflorescentielle* (voir *c*). Cette phase étant de très courte durée (formation de 3 à 6 bractées seulement), l'allongement n'est pas décelable extérieurement. L'apex jusqu'à la formation de la fleur terminale demeure complètement enfoui au sein de la rosette (*b*).

L'élongation chez cette espèce est donc pratiquement postérieure à l'ontogenèse (*c*) (hauteur de la plante adulte : une trentaine de cm).

C. — Résumé des principales modifications observées au niveau du méristème apical au cours de l'ontogenèse

Chez le *N. nudicaulis*, des modifications sont observées au niveau de l'apex au cours de l'ontogenèse. La comparaison des principaux stades étudiés montre que c'est au moment où *commence à s'édifier la partie allongée de la plante* que ces modifications sont les plus prononcées. On observe en effet :

1) Une augmentation de la hauteur de l'apex.

2) Un accroissement de son diamètre (celui-ci diminuera ensuite seulement à la fin de la phase inflorescentielle, lors de la formation du dernier bourgeon axillaire).

3) Un raccourcissement des plastochrones.

4) Une naissance et un développement des bourgeons très précoces.

Une *zonation* est visible durant toute la durée de la phase en rosette (plus ou moins nette suivant les échantillons) ainsi qu'au début de la phase d'allongement. Elle s'estompe ensuite beaucoup, principalement vers la *fin* de la phase inflorescentielle.

L'étude de la répartition des mitoses montre, le plus souvent, une *activité mitotique* principalement *latérale*. Une activité mitotique a été observée dans la région centrale sur certains échantillons à des stades divers, alors que d'autres échantillons, à des stades identiques, présentaient une activité mitotique latérale. En conséquence, on ne peut dire que l'activité mitotique dans la région centrale est caractéristique d'un stade déterminé.

Nous verrons un peu plus loin comment interpréter les modifications qui viennent d'être observées au niveau du méristème apical au cours de son évolution pendant la phase inflorescentielle.

II. — Evolution des méristèmes axillaires : ordre d'initiation et ordre de développement

Chez le *N. nudicaulis,* la floraison s'effectue de la façon suivante (voir, sur la figure 34, A, les nombres encerclés, voir également la Planche XVII, fig. 1) :

La fleur terminale FL.T. est la première épanouie. Ensuite s'épanouissent dans un ordre *basipète,* mais à des intervalles de temps assez courts, les premières fleurs des inflorescences latérales de la partie allongée : cymes et grappes complexes de cymes (souvent il n'y a qu'une seule grappe complexe). Puis, postérieurement et avec un retard souvent important, et toujours dans un ordre *basipète,* les fleurs terminales des grappes complexes de la rosette.

La floraison est donc basipète sur l'ensemble du système inflorescentiel de la plante.

Elle s'effectue donc dans l'ordre *inverse* de celui qui a été observé chez le *N. rustica* (floraison acropète sur l'ensemble du système inflorescentiel, abstraction faite de la fleur terminale).

Il faut noter toutefois que l'avant-dernière cyme (b_{n-1}) peut s'épanouir avant la dernière (b_n) (Pl. XVII, fig. 1).

Il était intéressant d'étudier, comme nous l'avons fait pour les deux espèces précédentes, dans quel ordre naissent et se développent les bourgeons qui sont à l'origine des inflorescences latérales.

On peut d'autre part remarquer que ce sens de floraison est observé chez le *N. nudicaulis quelle que soit la vigueur de la plante.* Sur les inflorescences chétives, développées en serre et en pots, le retard dans l'épanouissement des inflorescences secondaires de la rosette est seulement plus grand.

A. — Ordre d'initiation

L'étude des coupes figures 2 et 3, Pl. XVIII, qui représentent deux échantillons fixés vers la fin de la phase en *rosette,* montre que les bourgeons sont d'autant moins évolués qu'ils se situent à l'aisselle de bractées plus jeunes. Le bourgeon à l'aisselle de b_{n-4} (fig. 3) est déjà très bien individualisé (*phase 3-4*), celui de b_{n-3} l'est moins (*phase 2-3*). A l'aisselle de b_{n-1} (fig. 2) le bourgeon, extrêmement réduit, est en début de formation (*phase 1-2*).

L'initiation des méristèmes axillaires inflorescentiels de la partie en rosette est donc acropète.

Il en est de même pour les bourgeons de la partie allongée, initiés après ceux de la rosette. Ainsi par exemple sur la figure 1, Pl. XIX, qui représente un apex au *début* de la phase d'allongement, le bourgeon de b_n (*b. a. i.*) est en *phase 1,* celui de b_{n-4} (un peu lésé) en *phase 3-4.*

L'étude d'échantillons plus âgés, coupés suivant des plans divers, montre que l'*initiation acropète* est observée pour *tous* les bourgeons jusqu'à la formation de la fleur terminale (fig. 1, Pl. XX).

B. — Ordre de développement

L'initiation acropète est accompagnée d'un *début* de développement acropète, mais celui-ci est d'une durée extrêmement courte dans la *partie allongée* de la plante car *un développement basipète s'installe presque aussitôt.*

Les figures 1, 2 et 3 de la Planche XX montrent comment se fait le *passage très rapide* (pendant la naissance du premier sépale S_1) du *développement acropète* au *développement basipète* pour les bourgeons de la partie allongée.

L'examen du bourgeon de b_{n-4} et de celui de b_n montre en effet que celui de b_{n-4} n'évolue pratiquement pas, alors que celui de b_n se développe très rapidement : sur la figure 1, le développement est acropète ; sur la figure 2, il est acropète — presque simultané ; sur la figure 3, il est simultané — presque basipète. L'examen, sous la loupe, des bourgeons de b_{n-1}, b_{n-2}, b_{n-3} montre des états intermédiaires : le bombement est d'autant plus prononcé que le bourgeon est situé plus haut sur l'axe.

L'observation de la figure 38, qui représente un stade plus âgé (la fleur terminale de l'axe principal a ses sépales à l'état d'ébauche, les pétales et les étamines à l'état de primordium), montre que les cymes axillaires de la *partie allongée* sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus haut sur l'axe (b_n à b_{n-3}) : alors que la cyme de b_n porte deux fleurs *1* et *2* (la deuxième à l'état de primordium), celle axillée par b_{n-1} n'en porte qu'une *1*, celle axillée par b_{n-2} n'en porte qu'une *1* (à l'état de primordium), la cyme de b_{n-3} commence seulement à s'organiser (la fleur *1* est à l'état de très jeune primordium).

Il faut noter toutefois que le bourgeon de b_{n-1} peut se développer (et fleurir, ainsi que nous l'avons déjà vu) avant celui de b_n.

Au stade représenté figure 38, les méristèmes axillaires de la *rosette* n'ont pas encore formé de fleurs, mais seulement leurs bractées ; ainsi par exemple le méristème de b_{n-6} a formé 4 bractées ; à l'aisselle de la quatrième on peut deviner la présence d'un bourgeon axillaire.

Les bourgeons de la rosette s'organiseront assez tardivement, plus ou moins simultanément ou le plus souvent dans un ordre basipète (1) (voir Pl. XVII, fig. 1). Au cours de la croissance, elles pourront « rattraper » par la taille les inflorescences latérales de la partie allongée.

Le développement des bourgeons axillaires inflorescentiels est donc basipète sur l'ensemble du système inflorescentiel. Le mode de floraison basipète qui a été observé est corrélatif du mode de développement des bourgeons.

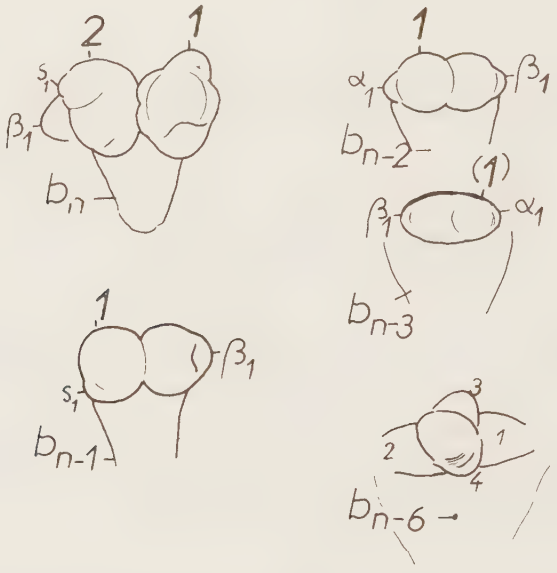


Fig. 38. — Etude, sous la loupe binoculaire, d'une jeune inflorescence de *N. nudicaulis* dont la fleur terminale est formée : les cymes de la partie supérieure (b_n, b_{n-1}) se développent avant les cymes situées plus bas (b_{n-3}) lesquelles forment des fleurs avant les grappes secondaires de la partie en rosette. L'une d'elles est représentée ici en b_{n-6} : les bractées sont formées mais aucune fleur, même à l'état de primordium, n'est visible.

Seule la partie supérieure de l'inflorescence (deux derniers bourgeons) peut présenter un développement et une floraison acropètes.

L'ensemble des observations qui ont été faites concernant les sens d'initiation et de développement des bourgeons axillaires inflorescentiels chez le *N. nudicaulis,* ainsi que le sens de floraison, est résumé dans le tableau ci-contre.

(1) Il arrive cependant que certains bourgeons de la rosette se développent avant d'autres, plus jeunes qu'eux.

	Partie en rosette	*Partie allongée*
Initiation	Acropète	Acropète
	Acropète	
Développement	Acropète puis Basipète	Acropète puis Basipète
Floraison	Basipète	Basipète
	Basipète	

Remarques.

1) Nous avons vu que l'extrémité de l'inflorescence principale simulait une cyme bipare (Pl. XVII, fig. 3). L'étude ontogénique confirme l'interprétation en *grappe*. En effet, la disposition *alterne* des bractées axillantes b_n et b_{n-1} (voir le schéma de la figure 1, Pl. XX), le sens d'initiation *acropète* des bourgeons pouvant être suivi d'un développement et d'une floraison *acropètes* interdisent de considérer l'extrémité de l'inflorescence comme une cyme bipare dont on sait le caractère « *descendant* » chez les *Nicotiana* étudiés (et chez les Solanées en général, L. et A. Bravais, 1837) et la disposition *opposée* des bractées α et β.

2) Le mode d'initiation, de développement et de floraison sur les grappes *secondaires* ne fera pas l'objet d'une étude particulière. En effet, les faits sont identiques à ceux observés sur l'axe principal : initiation *acropète* et développement *basipète* des bourgeons (le développement basipète est seulement plus prononcé que sur l'axe principal).

3) Nous avons observé chez le *N. tabacum* et le *N. rustica* des différences fondamentales dans le mode de développement et de floraison suivant le degré de vigueur de la plante, le mode *acropète* ou *simultané* observé sur les inflorescences vigoureuses pouvant passer au mode *basipète* sur les inflorescences chétives. Chez le *N. nudicaulis*, l'état chétif n'apporte pas de profondes modifications, mais seulement un retard plus ou moins grand dans le développement et la floraison des inflorescences latérales de la *rosette* (ainsi qu'une réduction dans leur nombre). Ceci très probablement parce que le développement et la floraison sont *normalement basipètes*. En effet si un mode de développement et de floraison normalement *simultané* ou *acropète* peut devenir *basipète* dans des conditions de culture défavorables, il ne semble pas que le fait inverse puisse être observé.

Par leur *développement* le long de l'axe principal dans un ordre *basipète*, développement *postérieur* à celui de l'inflorescence principale (partie allongée), *les inflorescences latérales de la rosette* sont à rapprocher des « inflorescences de renfort » telles qu'elles sont observées le plus généralement (d'après H. L. Maresquelle, 1964, et Y. Sell, 1964).

RECAPITULATION DES PRINCIPAUX FAITS OBSERVES CONCERNANT L'INFLORESCENCE DES *N. TABACUM, N. RUSTICA* ET *N. NUDICAULIS*

I. — FAITS CONCERNANT L'EVOLUTION DU MERISTEME APICAL INFLORESCENTIEL. ESSAI D'INTERPRETATION

Le méristème apical est l'objet, tout au long de la phase inflorescentielle, de plusieurs transformations, communes aux 3 espèces étudiées.

— Certaines de ces transformations telle *la diminution du diamètre de l'apex, l'augmentation de sa convexité ou de sa hauteur, l'accélération du rythme organogène* (plastochrones de plus en plus courts, apparition précoce des bourgeons) se produisent à des moments semblables chez le *N. rustica* et le *N. tabacum*. Les deux premières débutent avec l'établissement de la phase inflorescentielle ; quant à l'accélération du rythme organogène, celle-ci se manifeste déjà au cours de la phase végétative et s'intensifie durant toute la durée de la phase inflorescentielle.

Le *N. nudicaulis*, du fait de ses particularités morphologiques (rosette et partie allongée), se comporte différemment. Il est difficile de dire à quel moment se situe le passage à l'inflorescence : on peut estimer qu'il a lieu soit au moment où les bourgeons axillaires qui prennent naissance sont des bourgeons inflorescentiels (1), c'est-à-dire vers le milieu de la phase en rosette (ou dans sa seconde moitié), soit au moment où commence la phase d'allongement. Dans le premier cas, aucun changement notable n'est à signaler : en effet, c'est seulement au moment où commence l'allongement que des changements s'opèrent dans la forme de l'apex (hauteur plus importante) et dans le rythme organogène (qui se trouve accéléré). La diminution du diamètre de l'apex ne s'effectue, chez cette espèce, que tardivement lors de la formation de l'avant-dernière ou de la dernière bractée.

— *La zonation* et *l'activité mitotique* sont également l'objet de modifications plus ou moins importantes. L'étude morphologique, qui a précédé l'étude ontogénique, a permis de suivre ces modifications en rapport étroit avec la morphologie :

(1) C'est à ce moment que nous avons situé le passage à l'inflorescence chez les deux autres espèces.

— Observations faites chez le *N. rustica.*

Rappelons que chez cette espèce le passage à la phase inflorescentielle est *extrêmement progressif,* la partie inflorescentielle comporte elle-même plusieurs zones, la zone inférieure (*c,* fig. 24, A) ayant un caractère floral moins accentué que les zones sus-jacentes. Les bractées sont réparties sur deux hélices qui prolongent exactement les deux hélices foliaires.

Nous avons pu constater qu'au cours de l'édification de la zone de transition (niveau *n-35,* fig. 24, A, et Pl. XII, fig. 1) c'est-à-dire lorsque l'apex édifie des bourgeons qui passeront par une *courte* phase végétative avant de devenir inflorescentiels, la zonation est encore nette : elle témoigne de la présence d'un anneau initial qui se régénère à l'aisselle de chaque primordium. Mais la naissance des bourgeons axillaires est déjà très précoce, on peut en effet voir sur la figure 1 de la Planche XII que la différenciation qui marque leur naissance affecte les cellules de la zone de régénération située contre le primordium (*b. a.*). A ce stade les bourgeons et leurs formations axillantes sont donc encore édifiés par l'anneau initial.

L'observation d'apex plus âgés édifiant les bourgeons qui donneront les grappes latérales de la partie *c* et de la base de la partie *b* (fig. 24, A) montre que la *zonation,* bien que très estompée, est toujours visible (Pl. XII, fig. 2, 3 et 4). Cependant il n'est plus possible de repérer un *fonctionnement* de type anneau initial. Les flancs des apex ne présentent pas d'activité particulière (fig. 28, B, C, D) ; on ne peut distinguer au-dessus des bourgeons *b. a. i.* en formation, de zone à activité anticline qui pourrait indiquer une régénération latérale. La région centrale est par contre très active et l'augmentation de la convexité de l'apex qui s'observe à ce moment-là est très probablement en rapport avec cette activité (nombreuses mitoses anticlines et périclines). On observe, d'autre part, à la base de la région centrale (D), et aussi à la base des régions latérales plus méristématiques (voir C, à droite), de nombreuses mitoses périclines qui « alimentent » un méristème médullaire très actif.

Cependant un stade un peu plus avancé comme celui représenté fig. 1, Pl. XIII, montre une *zonation assez nette* et une *activité mitotique essentiellement latérale* : on observe (fig. 28, E) au-dessus du bourgeon en formation *b. a. i.* qui semble provenir de mitoses anticlines, une zone riche en acide ribonucléique, objet de nombreuses divisions anticlines, qui pourrait être interprétée comme une *zone de régénération* ; la région centrale, claire, est inactive (malgré l'accentuation de la convexité), le flanc opposé est très coloré et très actif. Le méristème médullaire, sur cet échantillon, présente peu de mitoses.

L'étude des stades ultérieurs, jusqu'à la formation de la fleur terminale (Pl. XIII, fig. 2, 3, 4, et fig. 28, F et G) permet d'observer des faits à

peu près identiques (la zonation est plus ou moins nette suivant les échantillons). Rien ne s'opposerait à ce que l'on attribuât ici la naissance des bractées et de leurs bourgeons au fonctionnement d'un anneau initial : la base de l'anneau initial se différencierait pour former le bourgeon (cette différenciation atteindrait une masse plus ou moins importante de cellules suivant la grosseur du bourgeon qui prend naissance). A sa partie supérieure, l'anneau initial se restaurerait à l'aide de mitoses anticlines.

— Observations faites chez le *N. nudicaulis.*

Nous avons vu que lorsque l'apex édifie les bourgeons qui donneront les grappes complexes de la partie en rosette (fig. 35, B et Pl. XVIII, fig. 2) la structure de l'apex est celle d'un apex végétatif et son fonctionnement paraît également être celui d'un apex végétatif (activité mitotique latérale, mitoses de régénération au-dessus des bourgeons axillaires en formation). Cependant certains échantillons présentent à ce stade une activité centrale.

Lorsque l'apex commence à se soulever pour former la partie allongée qui porte les inflorescences latérales : grappe complexe et cymes, la *zonation est nette* et *l'activité mitotique* essentiellement *latérale* (fig. 35, D et Pl. XIX, fig. 1). Mais là également des variations individuelles sont observées : certains échantillons ne présentent pas de zonation ou seulement une zonation atténuée.

D'une façon générale on peut dire cependant que, chez le *N. nudicaulis,* la zonation du méristème apical édifiant des bourgeons axillaires inflorescentiels, d'abord nette, s'atténue progressivement *au cours* de la phase d'allongement, au fur et à mesure que des parties plus élevées de l'inflorescence s'édifient. Il n'y aurait donc pas de rupture de fonctionnement lors du passage à la phase inflorescentielle qui s'effectue, ainsi que nous l'avons vu plus haut, soit pendant la phase en rosette soit au moment où commence la phase d'allongement.

— Observations faites chez le *N. tabacum.*

L'interprétation est ici encore plus délicate du fait de la disparition complète de la zonation au moment du passage à l'inflorescence, disparition qui se maintient durant la première moitié de la phase inflorescentielle, du fait également de la rapidité avec laquelle l'apex inflorescentiel diminue de volume pour ne laisser qu'une masse centrale à l'origine de la fleur terminale. A. Fardy, D. Schwartz et J. Cuzin (1953) qui ont observé durant la phase végétative une zonation due à la présence d'un anneau initial, voient cette zonation s'atténuer puis disparaître. (Il semble, d'après leur description, que cette disparition accompagne la production

des dernières bractées). Ils expliquent ainsi la formation de l'inflorescence : « L'apex central se scinde en apex floraux partiels qui vont former autant d'axes floraux de la future inflorescence. Seule la région axiale de l'apex central donnera directement une fleur, au bout d'un axe floral isolé. » Ils rappellent que cette région axiale dérive ontogénétiquement de la *zone centrale* de l'apex végétatif, mais ils ne précisent pas si les bractées et leurs bourgeons sont les dernières productions de l'anneau initial.

Il est certain que l'observation des stades représentés fig. 2 *bis*, Pl. VIII (fin de la phase végétative), et celui des fig. 2 *bis* ou 4 *bis*, Pl. IX (fin de la phase inflorescentielle), suggère assez une idée de « scission » ou fragmentation. Cependant, si l'on sait que 10 à 15 bractées se forment avec leurs bourgeons axillaires entre ces deux stades, on voit que le matériel cellulaire accumulé jusqu'au moment du passage à l'inflorescence n'a pu suffire à former toutes les bractées avec leurs bourgeons. *Il y a donc eu régénération.* Le problème consiste à savoir comment s'est effectuée cette régénération.

Si l'on observe la figure 1 de la Planche IX (voir également la fig. 21, D) qui représente un apex fixé dans la seconde moitié de la phase inflorescentielle (1), les deux zones latérales plus colorées et plus actives que la région centrale évoquent l'idée d'anneau initial. En effet, si l'accentuation des caractères méristématiques dans la région de gauche pourrait être expliquée par le fait que la coupe atteint le bord de b_{n+1}, sur le côté droit de l'apex, au-dessus de *b. a. i.*, aucune initiation *prochaine* ne peut expliquer la coloration des cellules à cet endroit ; en effet, l'initium $n + 5$ (qui sera probablement celui d'un sépale) qui se formera à peu près à cet emplacement ne peut être déjà présent (2). *La zonation qui est observée ne peut donc être due, ici, aux initiations successives* [comme cela s'observe chez certaines espèces telle *Primula malacoides* dont l'inflorescence n'est pas édifiée par l'anneau initial, ainsi que l'ont montré A. Lance et P. Rondet (voir plus loin)].

Des observations identiques peuvent être faites sur des échantillons plus âgés représentés fig. 2 et 3, Pl. IX. La zonation est moins nette que précédemment, mais les relevés de mitoses montrent une activité mitotique essentiellement latérale (fig. 21, E et F). La région située au-dessus du bourgeon en formation *b. a. i.* est l'objet de nombreuses mitoses anticlines ; sur certains échantillons on observe une disposition régulière des cellules

(1) Rappelons qu'il s'agit d'un apex de pied peu rigoureux.

(2) Même si l'initium de b_{n+3} était déjà formé (approximativement au-dessus de b_{n-3}) (repérer cet emplacement par exemple sur la fig. 3 *bis*, Pl. VIII) il ne pourrait être responsable de la coloration que l'on observe encore dans la même zone sur les coupes un peu latérales situées entre b_n et b_{n-2}.

qui permettrait de considérer cette zone comme une zone en régénération (Pl. IX, fig. 3).

L'interprétation devient plus difficile si l'on observe un stade plus jeune, par exemple celui de la figure 3, Pl. VIII. Si la naissance des bractées et de leurs bourgeons est due au fonctionnement de l'anneau initial (*ainsi que nous incite à le penser la disposition phyllotaxique*), comment expliquer la disparition totale de la zonation ?

Plusieurs hypothèses peuvent être émises :

1) La dédifférenciation de la région centrale peut être en rapport avec *l'augmentation de courbure de l'apex.* Mais ce changement de forme ne peut suffire à expliquer la disparition *totale* de la zonation. Nous avons vu que chez les deux autres espèces le bombement de l'apex n'entraîne pas la disparition de celle-ci.

2) *L'accélération du rythme organogène* peut jouer un rôle dans l'accentuation des caractères méristématiques de la région centrale. Nous avons en effet assisté, lors de la *phase végétative d'élongation,* à la *dédifférenciation de l'ensemble du méristème apical,* notamment à celle du *méristème d'attente.* Nous avons attribué cette dédifférenciation d'une part à l'activité accrue de l'anneau initial qui produit pendant cette phase des feuilles à un rythme de plus en plus accéléré, d'autre part à l'activité très accrue du méristème médullaire. La recrudescence d'activité au niveau de ces deux territoires aurait entraîné la dédifférenciation du méristème d'attente et une accélération des « échanges » qui existent normalement entre ces trois territoires. Il faut rappeler et souligner ici qu'il s'agit bien d'une phase *purement* végétative durant laquelle se forment de 25 à 35 feuilles (1) et que la *zonation,* malgré la dédifférenciation qui affecte le méristème d'attente, est toujours *évidente* (2).

Il est donc normal de penser que le *rythme organogène s'accélérant encore* beaucoup pendant la phase inflorescentielle et *l'activité du méristème médullaire étant toujours maintenue,* la dédifférenciation du méristème d'attente s'accentue encore.

A l'inverse, on pourrait penser qu'un ralentissement de l'organogenèse peut provoquer une légère différenciation du méristème d'attente et faire apparaître ainsi une zonation. Cela pourrait peut être expliquer pourquoi les apex fixés vers *la fin* de la phase inflorescentielle, marquée, semble-t-il, par un (faible) ralentissement du rythme organogène, présentent une zonation : voir les figures 2 et 3, Pl. IX.

De même, on pourrait comprendre pourquoi un apex comme celui de

(1) Lorsque commence cette phase, le tiers seulement du nombre des feuilles est formé.

(2) Cette dédifférenciation est en effet beaucoup moins prononcée que celle qui est observée vers la *fin* de la phase végétative.

la figure 1 (seconde moitié de la phase inflorescentielle) présentant apparemment un ralentissement du rythme organogène dû à sa faible vigueur (voir le grand développement de b_{n-4}, et le faible bombement de son bourgeon) (1) présente également une zonation.

Il faut d'autre part observer que ces apex sont fixés à des stades marqués par un *ralentissement très important des phénomènes d'allongement* (absence d'entre-nœud), il est possible que l'arrêt de l'activité médullaire entraîne aussi une légère différenciation du méristème d'attente et provoque par là une accentuation de la zonation.

3) Enfin, on pourrait également émettre l'hypothèse suivante : la disparition de la zonation est due à des *modifications physiologiques intervenant brusquement.*

En effet, le *N. tabacum* est la seule espèce étudiée qui présente une *limite morphologique nette* entre la partie végétative et la partie inflorescentielle (2). Il y a donc du point de vue physiologique un changement brusque et profond qui s'opère à ce moment-là. Un changement d'ordre physiologique n'entraînerait pas forcément une modification de fonctionnement du méristème apical.

Lorsque la phase inflorescentielle *s'installe très progressivement* comme chez le *N. rustica* et le *N. nudicaulis,* la zonation ne disparaît pas au moment du passage.

Il est certain qu'aucune des hypothèses évoquées ici ne peut suffire à elle seule à expliquer les transformations plus ou moins profondes qui affectent l'apex au moment du passage à l'inflorescence. Plusieurs facteurs interviennent probablement avec des intensités différentes suivant les stades et aussi les individus, d'où les nombreuses variations observées.

Les observations qui ont été faites à propos des méristèmes à inflorescence en grappe des *Nicotiana* étudiés ici, doivent être comparées avec celles faites par les auteurs (déjà cités dans l'historique) qui, après avoir étudié le fonctionnement de l'anneau initial durant la phase végétative, ont suivi l'évolution du méristème apical dans l'édification d'une inflorescence en *grappe.*

Deux faits essentiels ont été montrés (cf. L. Plantefol, 1957) : ou bien

(1) De même si l'on observe l'apex de la fig. 3, Pl. IX, on peut remarquer que sa taille est faible par rapport à celle du stade antérieur fig. 2 et celle du stade immédiatement postérieur fig. 4 (les fig. 2, 3 et 4 sont au même grossissement). Son organogenèse paraît également ralentie (voir b_{n-4} et son bourgeon).

(2) Rappelons que cette limite est établie d'après la nature des formations axillaires. Les formations axillantes, feuilles et bractées, sont réparties sur *deux hélices sans qu'aucune modification phyllotaxique puisse être décelée au niveau du passage à l'inflorescence.*

l'anneau initial s'épuise au moment du passage à l'inflorescence, et le méristème d'attente en entrant en fonctionnement, édifie l'inflorescence ; ou bien l'anneau initial ne s'épuise pas et, après avoir formé les feuilles, édifie les bractées et leurs bourgeons, puis les sépales de la fleur terminale s'il s'en trouve une.

1. — Rôle du méristème d'attente dans l'édification de la grappe

En 1952 R. Buvat, étudiant le *Lupinus albus*, montrait que la région centrale de l'apex ou « méristème d'attente », caractérisée par son inertie durant toute la phase végétative, se dédifférencie et s'active considérablement au moment du passage à l'état reproducteur, en même temps que l'anneau initial disparaît et que le méristème médullaire cesse de fonctionner.

Le comportement du méristème *inflorescentiel* est donc tout à fait identique à celui du méristème *floral* (voir Historique). L'édification de l'inflorescence, comme celle des parties reproductrices de la fleur, est assurée par le fonctionnement du *méristème d'attente*, l'anneau initial s'épuisant, dans le premier cas, lors de la formation des dernières feuilles, et dans le second cas, lors de la formation des sépales et des pétales. Dans les deux cas, les deux territoires définis par Grégoire « manchon méristématique » et « porte méristème » se retrouvent.

Le rôle du méristème d'attente dans l'édification de la grappe était également observé par A. Lance et P. Rondet (1957) qui montraient que la zonation du méristème apical de *Beta vulgaris*, très prononcée durant la phase végétative, s'estompe durant la phase *intermédiaire* et disparaît durant la phase *préflorale*, tandis que le méristème médullaire se vacuolise. Cette évolution s'accompagne d'un important accroissement de la taille de l'apex ; il n'y a pas, toutefois, formation de « manchon ». Les auteurs observent que si l'organogenèse des bractées et de leurs bourgeons est toujours latérale, *elle ne s'effectue plus par le fonctionnement d'un anneau initial.* Il n'y a plus d'accroissement horizontal précédant l'initiation, il n'y a plus de régénération à l'aisselle des bourgeons floraux, celle-ci s'effectue par une prolifération cellulaire *uniformément répartie.* L'acide ribonucléique est très abondant dans la zone apicale axiale, un peu moins dans les régions latérales où se font les initiations.

Au cours de l'organogenèse florale, la régénération se ralentit, le dôme apical s'amenuise progressivement jusqu'à la formation du primordium floral terminal.

C'est par le même mécanisme que s'édifie l'inflorescence du *Primula malacoides* (A. Lance et P. Rondet, 1959), mais ici chaque initiation s'ac-

compagne d'une dédifférenciation. *La zonation qui est alors observée n'est pas due à la présence d'un anneau initial* et la régénération s'effectue par des divisions cellulaires tant axiales que latérales. Comme chez l'espèce précédente, la régénération se ralentissant, la taille de l'apex diminue progressivement et le méristème apical résiduel peut être utilisé dans la formation d'une fleur terminale.

Chez les *Triticum vulgare* et *sativum* étudiés par N. Poux (1957, 1960 *a* et *c*) le passage à l'état reproducteur est marqué par un enrichissement considérable en ribonucléoprotéines de la zone apicale et par une modification de fonctionnement, *la régénération axillaire étant remplacée par la régénération apicale.*

A. Favard (1960 *a*) montre que l'apex construisant l'inflorescence primaire (à rapprocher de la grappe) du *Myosotis alpestris* est, comme celui du *Lupinus albus,* caractérisé par un « *manchon méristématique* » *homogène.*

Chez le *Veronica teucrium* (A. Lance-Nougarède, 1960) et le *Teucrium scorodonia* (A. Lance-Nougarède, 1961) formant des grappes sans fleur terminale, l'étude du méristème apical inflorescentiel montre qu' « il n'y a plus de préparation de flanc avant l'initiation des organes latéraux, ni de régénération localisée se faisant à partir de cellules restantes d'un méristème organogène latéral ». Ces faits montrent que le méristème apical construisant une grappe sans fleur terminale peut se comporter de façon identique à celui d'une grappe à fleur terminale (A. Nougarède, 1963). Ils montrent également que ce comportement est très proche de celui d'un méristème édifiant une inflorescence en capitule (A. Lance, 1954 *b, c* et *d* ; 1956, 1957).

2. — Rôle de l'anneau initial dans l'édification de la grappe

Les auteurs qui ont observé un fonctionnement inflorescentiel de type « anneau initial » ont constaté, pour la plupart, que l'organisation de l'inflorescence qu'ils étudiaient « continue » (1) l'organisation de l'axe végétatif, soit que les hélices bractéales prolongent exactement les hélices foliaires lorsque leur nombre est inchangé, soit qu'il y ait augmentation du nombre de ces hélices, cette augmentation pouvant se faire au moment du passage ou plus tardivement lorsque la phase inflorescentielle est installée (2).

Lorsqu'il y a une fleur terminale, ils observent que les hélices sépa-

(1) Terme employé par G. Bersillon.

(2) Il peut y avoir également diminution du nombre des hélices au cours de la phase inflorescentielle (R. Phelouzat, 1963).

laires sont toujours situées dans le prolongement des hélices bractéales (G. Bersillon, 1956 ; R. Phelouzat, 1963, 1964 a).

C'est ainsi que G. Bersillon (1956), observant l'inflorescence du *Ruta graveolens* (grappe, terminée, de cymes), avait été conduit à penser que la genèse des bractées et des sépales de la fleur terminale pouvait être logiquement attribuée à l'anneau initial de l'apex.

M. Hadj-Moustapha montrait, en 1957, l'existence de cet anneau dans l'apex inflorescentiel du *Cleome spinosa*. L'auteur constate que l'apex conserve sa zonation au moment du passage à l'état reproducteur ; l'anneau initial ne s'épuise pas, mais continue à fonctionner tout en changeant de production : « l'anneau initial inflorescentiel, entamé à sa base par le soulèvement des primordiums bractéaux et gemmaires, se régénère dans sa partie supérieure ». Mais à cette phase de régénération succède immédiatement une phase morphogène. Il n'y a donc pas de phase de repos relatif comme dans l'anneau initial végétatif. L'auteur observe également dans le point inflorescentiel du *Sinapis arvensis* (1959) un anneau initial très net ; il observe ici les phases morphogène, de restauration et de repos relatif.

De même, la grappe de l'*Oenothera biennis* (G. Bersillon, 1957) est édifiée par un « anneau organogène inflorescentiel » très évident par ses caractères cytologiques et fonctionnels : on y observe en effet des secteurs en cours de morphogenèse, d'autres en voie de restauration, d'autres à l'état de repos relatif.

Chez l'*Alyssum maritimum* (A. Lance-Nougarède, 1961) l'apex inflorescentiel a une structure et un fonctionnement identiques à celui de l'apex végétatif. L'auteur note que si les cellules axiales sont nettement moins méristématiques que les cellules latérales, il n'est pas rare d'y rencontrer des mitoses. Le méristème médullaire d'autre part n'est plus reconnaissable.

Chez le *Sinapis alba*, étudié par G. Bernier (1961, 1964), la zonation de l'apex disparaît au moment du passage à l'état reproducteur en même temps que l'activité mitotique se répartit dans l'ensemble de l'apex. Après cette phase préflorale de courte durée, une très nette zonation s'établit et la formation des fleurs est assurée par le fonctionnement d'une « sorte particulière d'anneau initial ».

C'est également l'anneau initial qui édifie la grappe du *Spartium junceum* (P. Vescovi, 1962, 1964) : la zonation est nette, quel que soit le stade étudié et le fonctionnement plastochronique toujours évident. Il est intéressant de constater (P. Vescovi, *ibid.*) que l'apex inflorescentiel de ce *Spartium* est très proche de l'apex du *Lathyrus aphaca* qui n'édifie pas une inflorescence véritable, mais seulement des fleurs axillaires de vrilles (P. Vescovi, 1958, 1960).

Mais les faits ne peuvent être établis toujours aussi aisément ; c'est ainsi que chez l'*Agrimonia eupatoria* (dont la grappe se termine, contrairement aux espèces précédemment citées, par une fleur terminale), étudiée par R. Phelouzat (1957, 1963, 1964 a), la zonation du point inflorescentiel est moins évidente que celle du point végétatif. Il est même parfois impossible, sur certaines préparations, de la retrouver. Cependant l'auteur, par une étude *cytologique* poussée et par une recherche très précise du *fonctionnement* apical a pu montrer qu'une *atténuation* ou *une absence de zonation n'implique pas forcément la disparition ou l'absence de l'anneau initial.* En effet, quelle que soit la netteté de la zonation, chaque *initiation* bractéale est suivie d'une *restauration* très rapide de *l'anneau initial* par mitoses anticlines à partir de quelques cellules résiduelles. Lorsque l'initium devient primordium, les cellules de la zone de régénération située contre le primordium donnent le méristème axillaire, tandis que la restauration se poursuit au-dessus de celui-ci.

Cette observation peut être faite aussi bien lorsque l'apex inflorescentiel a formé de 20 à 30 fleurs, c'est-à-dire au moment où le fonctionnement est bien établi, que lorsqu'il commence à édifier les premières fleurs, c'est-à-dire au moment du passage à l'inflorescence. En effet, si le passage à l'inflorescence est marqué par une recrudescence de l'activité mitotique dans la zone apicale axiale et par une augmentation de taille et de volume de l'apex (conséquences de cette activité), le *fonctionnement* de l'apex garde le même modèle que celui de la phase végétative. L'activité observée est une activité « transitoire, qui ne joue aucun rôle organogène. Elle a pour effet de fournir un méristème plus volumineux, nécessaire à des centres générateurs plus nombreux ».

A la *fin* de la phase inflorescentielle, le cône apical réduit ses dimensions par une *activité affaiblie* dans le méristème médullaire et dans l'anneau initial.

Chez le *Poterium sanguisorba,* c'est également l'anneau initial, bien que peu évident cytologiquement, qui construit l'inflorescence en épi (R. Phelouzat, 1962 *a,* 1963).

G. Bersillon (1958 *b*) montre aussi que chez le *Reseda lutea,* malgré la faible zonation de l'apex qu'il décrit comme une « calotte » (paraissant très proche du manchon méristématique de Grégoire), l'anneau initial est toujours fonctionnel lors de l'édification de l'inflorescence.

Chez le *Castanea sativa* (M. Codaccioni, 1962), le fonctionnement des méristèmes inflorescentiels androgynes (grappes de cymes) présente des ressemblances avec un fonctionnement de méristème végétatif : la zonation est nette et chaque initiation est précédée d'un élargissement du méristème formant soubassement et est suivie d'une phase de restauration. Il est à souligner cependant que lorsque *l'organogenèse et l'allongement s'inten-*

sifient, la zonation disparaît. Inversement, la zonation des méristèmes inflorescentiels mâles, normalement très atténuée, *peut se préciser lorsque les phénomènes d'allongement se ralentissent.* L'auteur observe d'autre part que les méristèmes inflorescentiels mâles peuvent achever leur fonctionnement par la formation d'un bourgeon nettement végétatif (fait déjà noté au début de ce travail, lors de l'étude des réversions).

Remarque. Parmi les nombreux auteurs, principalement de langue anglaise, qui ont étudié les méristèmes reproducteurs, citons J. G. Vaughan et F. R. Jones (1953), J. G. Vaughan (1955), qui ont observé dans l'inflorescence en grappe de quelques Crucifères (*Arabidopsis thaliana, Capsella bursa-pastoris*) une zonation identique à celle de l'apex végétatif. Mais pour eux la zone axiale apicale est toujours la zone initiatrice.

Si l'on essaie maintenant de comparer les observations faites chez les 3 espèces de *Nicotiana* que nous avons étudiées et celles faites par les auteurs précédemment cités, on peut constater les faits suivants : le *N. nudicaulis* est assez proche de toutes les espèces décrites conservant une zonation nette au moment du passage à l'inflorescence ; mais, alors que les méristèmes qui présentent une zonation au moment du passage la maintiennent en général jusqu'à la fin de la phase inflorescentielle, chez le *N. nudicaulis* la zonation s'estompe beaucoup ou même disparaît avant la fin de l'ontogenèse.

Le *N. rustica* paraît devoir être rapproché du *Reseda lutea* par l'aspect de « manchon » hétérogène que présente le méristème reproducteur. Chez ces deux espèces la zonation est, le plus souvent, assez estompée.

Le N. tabacum est plus difficile à comparer. Il serait peut-être cependant assez proche de l'*Agrimonia eupatoria* et du *Poterium sanguisorba* chez lesquels la zonation du méristème inflorescentiel n'est pas toujours observable. Chez le *N. tabacum,* elle n'est jamais visible, ainsi que nous l'avons dit, dans la *première* moitié de la phase inflorescentielle. Si certains stades de la *seconde* moitié de la phase inflorescentielle nous ont permis d'observer une *zonation* pouvant être très nette, et qui semble être en rapport avec la présence d'un anneau initial, il ne nous a pas été possible de mettre en évidence cet anneau dans la première moitié de cette phase ; seules les mitoses (anticlines) souvent un peu plus nombreuses dans les flancs qui viennent d'être entamés par une initiation pourraient peut-être faire penser qu'une régénération est en train de s'effectuer. Mais il ne nous a pas été possible de préciser le fonctionnement apical comme R. Phelouzat l'a fait chez les espèces qu'elle a étudiées.

En conclusion, plusieurs faits permettent de *supposer,* au niveau du méristème reproducteur des *Nicotiana* étudiés ici, un fonctionnement de

type anneau initial. Ces faits sont d'ordre *phyllotaxique* (prolongement des deux hélices foliaires par les deux hélices bractéales), d'ordre *cytologique* (présence d'une zonation, principalement chez les *N. nudicaulis* et *N. rustica*), d'ordre *cinétique* (exception faite du passage à l'inflorescence chez les *N. rustica* et *N. tabacum*, l'activité mitotique est principalement latérale ; on observe en outre, très souvent, des zones qui pourraient être interprétées comme des zones de régénération au-dessus des bourgeons axillaires en formation).

Mais des preuves manquent encore notamment en ce qui concerne le *N. rustica* et surtout le *N. tabacum* (problème posé par le fonctionnement apical lors du *passage* à l'inflorescence pour ces deux espèces et lors de la *première moitié* de la phase inflorescentielle pour le *N. tabacum*) ; elles doivent être recherchées par la poursuite de l'étude de ce genre. Il serait en effet très utile d'examiner d'autres espèces de *Nicotiana*, les unes présentant une limite morphologique nette entre la partie végétative et la partie inflorescentielle comme chez le *N. tabacum*, les autres présentant une zone de transition très étendue comme chez le *N. nudicaulis* et le *N. rustica*. Un résultat serait acquis s'il était possible de vérifier qu'un passage brusque s'accompagne *toujours* d'une disparition de la zonation, tandis qu'un passage très progressif la maintient. Il serait d'autre part nécessaire de *provoquer expérimentalement un ralentissement des phénomènes d'allongement et d'organogenèse* et de vérifier dans quelle mesure ces phénomènes peuvent perturber la zonation de l'apex ainsi que le laissent penser les observations de M. Codaccioni chez le *Castanea sativa* et les nôtres chez le *N. tabacum*.

II. — FAITS CONCERNANT L'ORDRE D'INITIATION, DE DEVELOPPEMENT ET DE FLORAISON DES MERISTEMES AXILLAIRES INFLORESCENTIELS - CONSIDERATIONS DIVERSES

— A —

Nous avons montré que l'inflorescence principale des *N. tabacum*, *N. nudicaulis* et *N. rustica* est une *grappe* composée : les bourgeons, qui sont à l'origine des inflorescences latérales, sont *initiés successivement* à partir d'un *même méristème* et dans un *ordre acropète* comme le sont les bourgeons qui donneront les fleurs d'une grappe simple.

Cette grappe est « *terminée* » par une fleur comme le sont beaucoup de grappes simples *terminées*.

Cependant le développement et la floraison peuvent ne pas suivre l'ordre d'initiation. L'inflorescence s'éloigne alors plus ou moins du type

grappe qui est caractérisé, on le sait, par un développement et une floraison acropètes.

— L'inflorescence principale du *N. rustica* (Pl. X, fig. 2) est celle qui se rapproche le plus de la grappe typique par le *développement* et la *floraison acropètes* sur l'*ensemble* de l'inflorescence.

Nous avons vu que dans les deux tiers inférieurs (*b* et *c*) de l'inflorescence, le développement des méristèmes axillaires inflorescentiels est acropète. Il est suivi d'une *floraison acropète* ou *simultanée*. Dans le tiers supérieur (*a*) de l'inflorescence, le *développement d'abord acropète*, devient bientôt *simultané*. Les cymes axillaires s'y épanouissent simultanément, mais après les inflorescences sous-jacentes.

La fleur terminale s'épanouit avant la première fleur des cymes sous-jacentes, mais après la fleur terminale des grappes secondaires situées plus bas (ou en même temps). Ce fait n'est pas différent de celui observé sur une grappe simple terminée. En effet, s'il est des cas, dans les grappes simples terminées, où la fleur terminale se forme et s'épanouit après toutes les autres (ex. : le *Lobelia dortmanna* étudié par Philipson, 1948 *b*), la fleur terminale peut s'épanouir avant les fleurs immédiatement sous-jacentes (mais après celles situées plus bas sur la grappe) (ex. : l'*Agrimonia eupatoria* étudiée par R. Phelouzat, 1963, 1964 a).

— Chez le *N. tabacum* (Pl. VII, fig. 2) le *développement* des cymes axillaires, *d'abord acropète, devient bientôt simultané* sur la presque totalité de l'inflorescence (*a*). Il est suivi d'une *floraison simultanée*. L'inflorescence se comporte donc comme la partie supérieure (*a*) de l'inflorescence du *N. rustica*. Sous la partie à floraison simultanée, les inflorescences axillaires, en nombre très réduit (partie *b*), se développent et s'épanouissent, au contraire de ce qui a été observé chez le *N. rustica*, dans un ordre *basipète*. La fleur terminale *FL. T.* est épanouie avant toutes les autres.

On voit donc que l'inflorescence du *N. tabacum* présente les caractéristiques d'une grappe par l'initiation et le début de développement acropètes des bourgeons ; elle s'éloigne du type grappe par la suite du développement et la floraison qui sont simultanées ; la prédominance de la fleur terminale sur toutes les autres l'en éloigne également. Cependant, en ce qui concerne ce dernier point, on sait que certaines grappes de cymes, par exemple celle de l'*Aquilegia vulgaris* étudiée par G. Bersillon (1958 *a*), caractérisées par une floraison *acropète*, possèdent une fleur terminale qui est épanouie avant toutes les autres. L'auteur montre que ce phénomène correspond à une organogenèse plus précoce de la fleur terminale qui utilise pour sa formation la totalité du méristème apical *déjà en place*, tandis que les fleurs des cymes latérales se forment à par-

tir de bourgeons qui doivent d'abord subir une augmentation de volume avant de s'organiser. De même, des grappes simples terminées ont leur fleur terminale épanouie avant toutes les autres (ex. : les grappes secondaires du *Geum urbanum* ; R. Phelouzat, 1962 b, 1963, 1964 b).

— Dans l'inflorescence du *N. nudicaulis* (Pl. XVII), la fleur terminale est également la première épanouie. Cette inflorescence s'éloigne plus que le *N. tabacum* du type grappe par le développement et la floraison *basipètes* des méristèmes axillaires. L'inflorescence du *N. nudicaulis* paraît ainsi proche de l'inflorescence primaire du *Myosotis alpestris* (A. Favard, 1960 *a* et *b*).

Par ces variations, les *Nicotiana* étudiés ici peuvent être rapprochés de certaines espèces de Campanulacées dont les bourgeons floraux ne se développent pas toujours dans l'ordre de leur formation : il en est ainsi de *Campanula persicifolia*, étudiée par W. R. Philipson (1948 b) dont les bourgeons, nés en progression acropète, ont un développement accéléré dans la partie *moyenne* de l'inflorescence, la fleur terminale se développe avant les fleurs immédiatement sous-jacentes. Parkin (1914) et Gœbel (1931) avaient déjà observé la richesse de formes de cette famille dont ils s'étaient servis pour illustrer les formes intermédiaires entre la grappe et la cyme, la grappe étant, d'après Gœbel, caractérisée par la basitonie (condition *basiton*) et la cyme par l'acrotonie (condition *akroton*).

— B —

Le passage au développement *basipète* peut être également observé à *l'intérieur d'une même inflorescence*. Le *N. rustica* présente à cet égard un intérêt particulier. En effet, si l'ensemble de la grappe *principale* y est caractérisé, ainsi que nous venons de le voir, par un développement *acropète* des bourgeons, les grappes *secondaires* y sont caractérisées par un développement nettement *basipète* faisant suite à une initiation *acropète* des bourgeons.

Ces grappes secondaires se simplifiant progressivement du bas vers le haut de l'axe principal, on observe des grappes de 3 cymes dans la partie sous-jacente à la partie supérieure *a* qui porte des cymes. Ces petites grappes sont caractérisées, comme les grappes plus importantes situées plus bas, par une *initiation acropète* et un développement *basipète* des bourgeons (voir fig. 32, rangées B et C).

Par contre, si l'on observe les cymes bipares *immédiatement sus-jacentes* et qui pourraient être, à la limite, considérées *morphologiquement* comme des grappes de deux cymes, on voit que *l'initiation* n'y est

plus acropète, mais *simultanée ou basipète*. Le développement y est le plus souvent *basipète* (quelquefois simultané) (fig. 32, rangée D).

La cyme bipare apparaît donc comme le résultat d'une transformation de la grappe de cymes, se traduisant par un changement progressif du sens de développement des bourgeons en même temps que leur nombre se réduit lentement, puis par un *changement du sens d'initiation lorsque ce nombre est réduit à deux*. Le passage à la cyme unipare se fait par suite de l'avortement du bourgeon inférieur (fig. 32, rangée E).

Mais il faut souligner que si le passage de la grappe à la cyme bipare se fait morphologiquement (réduction du nombre des axes latéraux) et aussi ontogénétiquement (modification du sens de développement) *progressivement*, nous n'avons jamais observé de grappe de 3 cymes à initiation simultanée ou basipète ni de cyme bipare à initiation acropète. *Il y a donc, du point de vue ontogénétique, une distinction nette entre grappe et cyme* (1).

Nous avons noté d'autre part les transformations fréquentes : cyme bipare ⟷ cyme unipare (voir par exemple les schémas A, B, C, fig. 9, qui peuvent s'appliquer au *N. rustica*). Il est à remarquer que *si la cyme unipare peut se transformer en cyme bipare par adjonction, à un niveau quelconque, d'une bractée α inférieure fertile, il n'y a jamais de transformation en grappe*. La cyme bipare représente donc bien une forme assez *spécialisée* et ne peut être considérée, *ontogénétiquement*, simplement comme une grappe dont le nombre des axes serait réduit à deux.

Le critère qui se montre donc seul valable pour la définition de la grappe et de la cyme chez les *Nicotiana* étudiés, n'est donc ni le sens de floraison ni le sens de développement, mais le *sens d'initiation*.

Remarque. — Nous avons vu que chez les trois espèces étudiées, *l'inflorescence principale* peut être ontogénétiquement définie comme une *grappe* (de cymes, ou de grappes de cymes), puisque les bourgeons axillaires (qui sont à l'origine des inflorescences latérales) s'initient dans un ordre *acropète* à *partir d'un même méristème*. Seul leur ordre de développement varie, de sorte que la floraison peut ne pas être acropète comme sur la grappe typique.

L'inflorescence des *Nicotiana* a reçu des appellations diverses. Le Maout (1852), Goodspeed (1954) la désignent sous le terme peu précis de « panicule » dont Rickett (1955) donne la définition suivante : « a loo-

(1) Il faut préciser que cette observation est valable pour la cyme de type « descendant » étudiée ici. Rappelons que certaines cymes de type « ascendant » sont caractérisées par une initiation et un développement acropètes (A. Favard, 1963).

sely branched inflorescence of which the ultimate units may be of various types ». Pour Cauvet (1864), elle est une « cyme paniculée », pour Baillon (1888), une « grappe de cymes ».

Le terme de « cyme multipare » est également employé pour désigner l'assemblage des cymes sur un axe commun, principalement lorsque cet assemblage se fait à un même niveau (ou à des niveaux très rapprochés) à la partie supérieure de l'axe qui se termine par une fleur. Rickett (1955) donne comme exemple de cyme multipare l'inflorescence du *Sedum ellacombianum*. La partie supérieure de l'inflorescence du *N. tabacum* présente un aspect analogue : les cymes sont groupées à la partie supérieure de l'axe principal et encerclent la fleur terminale. Or il a été montré que chez cette espèce l'inflorescence se construit comme une *grappe* (*initiation acropète* des bractées et de leurs bourgeons, début de *développement acropète* des bourgeons), le groupement des cymes à un même niveau de l'inflorescence adulte étant provoqué par *une absence d'allongement des derniers entre-nœuds*.

— C —

Nous avons également montré que si le sens de développement et de floraison varie d'une espèce à l'autre, il peut également varier à l'intérieur d'une même espèce d'un individu à l'autre suivant le degré de *vigueur* de la plante. Ces variations ne sont nettes que lorsque les *différences de vigueur sont bien marquées*.

Le *N. rustica* est, à cet égard, particulièrement démonstratif. En effet, ce sont les inflorescences latérales des parties inférieure et moyenne qui, dans les meilleures conditions de culture, acquièrent le maximum de développement et s'épanouissent les premières (parties *c* et *b*, fig. 2, Pl. X), qui, sur les inflorescences chétives, sont les plus réduites (Pl. X, fig. 4) (1) et s'épanouissent les dernières avec un très grand retard (quand elles s'épanouissent). Dans la partie supérieure (*a*) de l'axe principal qui porte les cymes, la floraison, simultanée sur une inflorescence vigoureuse, est basipète sur une inflorescence chétive (avec des différences peu marquées dans les divers degrés d'épanouissement).

On peut donc considérer que chez le *N. rustica* le développement et la floraison, *acropètes* sur l'*ensemble* d'une inflorescence vigoureuse, sont *basipètes* sur une inflorescence chétive.

Le développement et la floraison peuvent être également perturbés

(1) Rappelons que sur l'échantillon photographié ici, les fleurs des parties *b* et *c* sont encore à l'état d'ébauches.

chez le *N. tabacum*, puisque, de *simultanés* (1) sur la presque totalité de l'inflorescence (Pl. VII, fig. 2, *a*), ils deviennent *basipètes* sur une inflorescence chétive (Pl. VII, fig. 3). D'autre part, il arrive souvent que la partie basale *b* de l'inflorescence ne se développe pas.

Par contre, le sens de développement et de floraison chez le *N. nudicaulis* n'est pas modifié dans le cas de conditions de culture défavorables à une bonne croissance : *il est toujours basipète*. En effet (ainsi que nous l'avons déjà signalé), si dans le cas d'inflorescences chétives *un développement acropète ou simultané peut devenir basipète, il ne semble pas que l'inverse puisse être observé*.

(1) Après une phase acropète pour le développement.

CONCLUSIONS GENERALES

Ce travail a porté principalement sur les *inflorescences* de quatre espèces de *Nicotiana* : le *N. glutinosa,* le *N. tabacum,* le *N. rustica* et le *N. nudicaulis.* Nous avons examiné d'abord la cyme unipare scorpioïde, puis les groupements de cymes unipares scorpioïdes : cyme bipare et grappe composée de cymes.

Le *point végétatif* de chaque espèce a également été étudié. Il ne présente pas, en général, de grandes particularités. Celui du *N. tabacum,* par certains traits intéressants, a retenu davantage notre attention.

I. — LE POINT VEGETATIF

Trois territoires y sont aisément reconnaissables, tant par leurs caractères cytologiques que par leurs caractères fonctionnels : *l'anneau initial* ou méristème annulaire phyllogène, le *méristème d'attente* caractérisé par une inertie relative durant la phase végétative et le *méristème médullaire* qui construit la moelle.

Chez le *N. tabacum,* on peut observer au cours de la période végétative, un passage d'une phase en rosette à une phase d'allongement. Ce passage est marqué par une activation importante et une dédifférenciation du méristème médullaire, dédifférenciation qui affecte également le méristème d'attente. On peut en outre observer au niveau des tissus médullaires et corticaux, un retard important dans la parenchymatisation des tissus. Ce retard s'accompagne d'une intense prolifération cellulaire qui aboutit, au niveau des jeunes entre-nœuds en formation *dont l'allongement ultérieur sera très important,* à une accumulation de petites cellules méristématiques ; le phénomène de multiplication cellulaire précédant, chez cette espèce, le phénomène d'allongement.

II. — LA CYME UNIPARE SCORPIOIDE

Elle a été étudiée chez le *N. glutinosa.* L'étude ontogénique a permis de comprendre comment se construit cette inflorescence qui est constituée d'un axe unique prolongeant l'axe végétatif et portant d'un côté les fleurs, qui sont disposées sur deux orthostiques et de l'autre les bractées, disposées sur deux autres orthostiques.

A. — Etude ontogénique

— Elle a montré que lors du passage à la phase inflorescentielle, l'apex principal se transforme en fleur terminale qui, dès sa naissance, se trouve déportée sur le côté par suite de l'apparition précoce, à l'aisselle de la dernière feuille, d'un volumineux bourgeon qui est à l'origine de la cyme. Celle-ci, bien que située dans le prolongement de l'axe végétatif, est donc *axillaire*.

— La cyme est édifiée par une *série de bourgeons* qui naissent les uns des autres et fonctionnent successivement en donnant chacun une fleur et une bractée axillant un nouveau bourgeon. Chaque bourgeon donne ainsi naissance à un *élément* de la cyme qui se situe rapidement dans le prolongement du précédent. La cyme unipare scorpioïde est donc bien un *sympode*.

— Cytologiquement, la *naissance* de chaque bourgeon s'effectue par *différenciation* d'une masse de cellules au sein du bourgeon précédent primitivement homogène. Les parties non atteintes par la différenciation donnent d'un côté la fleur (qui se trouve en position latérale), de l'autre la bractée axillante du bourgeon.

Chaque bourgeon est rapidement cerné par une zone en coquille en même temps qu'il commence à se dédifférencier puis à s'activer.

— C'est le fonctionnement de ces bourgeons dans des plans alternativement perpendiculaires qui provoque l'alignement des fleurs et des bractées sur 4 orthostiques.

B

L'étude ontogénique a permis de comprendre certaines modifications de structure telle la *transformation de la cyme unipare en cyme bipare* : celle-ci s'effectue par adjonction, sur l'un des éléments de la cyme, de numéro d'ordre quelconque, d'une *bractée supplémentaire* α fertile, opposée et *inférieure* à la bractée correspondante β normalement existante (type « cyme bipare descendant »).

Elle a permis de comprendre également les phénomènes de réversion :

Réversion d'une phase inflorescentielle a une phase végétative

Des modifications très profondes peuvent affecter la cyme ; elles aboutissent à un *arrêt* dans la formation des bractées et des fleurs qui fait

place à un *fonctionnement végétatif* : il y a *réversion*. L'un des bourgeons de la cyme, au lieu d'évoluer comme les précédents, en donnant une fleur et une bractée axillant un nouveau bourgeon, modifie son fonctionnement et produit des feuilles qui se répartissent sur deux hélices, lesquelles ont un sens d'enroulement identique à celui des hélices sépalaires de la fleur qui aurait dû se former. L'axe (sympodial) de la cyme se trouve alors prolongé par un axe (monopodial) végétatif, lequel peut à son tour porter une inflorescence.

(*a*)

— Les divers cas de réversion rencontrés diffèrent entre eux par la longueur de la phase végétative (3 à 60 feuilles) qui succède à la phase inflorescentielle, laquelle peut être également d'une durée variable (1 à 14 fleurs).

— Plusieurs réversions peuvent être observées sur une même inflorescence, les alternances phase végétative - phase inflorescentielle étant alors très courtes.

— Des réversions peuvent également être observées sur les cymes *bipares* : à une phase inflorescentielle de longueur sensiblement équivalente sur les deux branches de la cyme se substitue une phase végétative.

(*b*)

Cette anomalie est la conséquence d'un *état d'équilibre instable entre l'état floral et l'état végétatif* dans lequel se trouvent très souvent les jeunes pieds fleuris en serre. Cet état d'équilibre est marqué par l'apparition de fleurs avortées, de bractées à aspect de feuilles axillant des bourgeons surnuméraires végétatifs. Il y a réversion lorsque cet état d'équilibre est rompu en faveur de la phase végétative.

Dans les cas les plus fréquents, cet équilibre est rompu en faveur de la floraison : les nouvelles fleurs formées ont alors un développement complet, les bractées, réduites, n'axillent plus de bourgeon végétatif. Ainsi voit-on très souvent des inflorescences normalement constituées dans leur partie supérieure, mais présentant vers leur base des « tendances végétatives ».

(*c*)

Les conditions dans lesquelles sont survenues ces réversions laissent penser qu'une *intensité lumineuse insuffisante* est probablement à l'origine de ces anomalies.

II. — LA CYME BIPARE

Chez le *N. rustica,* la cyme est le plus souvent *bipare* au niveau de son premier élément, la bractée α_1, fréquente chez le *N. glutinosa* à l'état stérile, étant ici fertile.

Les deux branches de la cyme se développant et fleurissant le plus souvent dans un ordre *basipète,* une attention particulière a été accordée au mode d'*initiation* des deux premiers bourgeons.

Ceux-ci apparaissent par suite d'une *différenciation* des régions latérales d'un volumineux bourgeon primitivement homogène, tandis que la région centrale non atteinte par la différenciation se soulève pour former la fleur terminale.

Ces bourgeons *naissent simultanément* ou dans un ordre *basipète* à l'aisselle de bractées dont l'initiation est acropète. L'étude d'un grand nombre d'échantillons a montré que l'initiation des bourgeons n'est jamais acropète. Ce fait est important car il montre comment se fait, ontogénétiquement, la distinction entre la grappe et la cyme.

Une initiation basipète est toujours suivie d'un développement basipète, tandis qu'une initiation simultanée peut être suivie d'un développement simultané ou basipète (mais jamais acropète).

III. — LA GRAPPE COMPOSEE DE CYMES DES *N. TABACUM, N. RUSTICA* ET *N. NUDICAULIS*

A. — L'inflorescence principale

L'étude de l'évolution du méristème apical depuis la phase végétative jusqu'à la fin de la phase inflorescentielle montre que c'est bien, chez ces trois espèces, un seul et même méristème qui construit l'inflorescence principale (alors que chez le *N. glutinosa,* l'inflorescence qui prolonge l'axe végétatif est un sympode).

Les feuilles, les bractées, puis les sépales de la fleur terminale apparaissent successivement à un rythme d'abord lent pour les premières feuilles puis de plus en plus accéléré pour les feuilles suivantes, les bractées et les sépales de la fleur terminale. Feuilles et bractées peuvent être réparties suivant *deux hélices : aucune variation phyllotaxique ne s'observe au niveau du passage à l'inflorescence.* Il a été montré, à propos du *N. tabacum,* que les deux hélices sépalaires de la fleur terminale ont le même sens que les deux hélices bractéales ; lorsque les bourgeons axillaires

des dernières bractées sont réduits, l'évaluation des rapports de contiguïté entre bractées et sépales est aisée et montre que *les hélices bractéales se prolongent sans difficulté par les hélices sépalaires,* mais le plus souvent l'évaluation de ces rapports est rendue difficile par suite de l'apparition précoce de volumineux bourgeons à l'aisselle des bractées.

Au niveau des *méristèmes reproducteurs,* des faits d'ordre *cytologique* et d'ordre *cinétique* nous ont amenée à supposer un fonctionnement de type anneau initial : présence fréquente d'une *zonation* chez les *N. rustica, N. nudicaulis* et dans la seconde moitié de la phase inflorescentielle chez le *N. tabacum* ; observation d'une *activité mitotique* le plus souvent *latérale pendant* la phase inflorescentielle et présence d'une zone à activité anticline au-dessus des bourgeons axillaires en formation qui pourrait être considérée comme une *zone de régénération.*

Cependant le problème posé par le fonctionnement apical lors du *passage* à l'inflorescence chez le *N. rustica* (activité mitotique principalement centrale), lors du *passage* et pendant la *première moitié* de la phase inflorescentielle chez le *N. tabacum* (disparition totale de la zonation), n'a pu être éclairci.

B. — Les méristèmes axillaires inflorescentiels

Ceux-ci évoluent pour donner les inflorescences latérales. Une attention particulière a été portée à l'évolution de ces méristèmes qui seule pouvait expliquer la diversité des modes de floraison observée.

Nous avons montré que l'*initiation* des méristèmes axillaires est *acropète* quelle que soit l'espèce étudiée et, à l'intérieur d'une même espèce, quelle que soit la partie d'inflorescence examinée (exception faite, ainsi que nous l'avons dit, pour les bourgeons des cymes bipares).

L'initiation acropète des bourgeons est le plus souvent suivie d'un *développement acropète.* Le développement acropète, ou bien se poursuit assez longtemps (parties inférieure et moyenne de la grappe principale du *N. rustica*) ou bien devient assez rapidement *simultané* (partie supérieure de la grappe principale du *N. rustica,* presque totalité de celle du *N. tabacum*).

Mais le développement acropète peut être extrêmement court et être suivi d'un développement presque aussitôt *basipète* (grappe principale du *N. nudicaulis,* grappes secondaires du *N. rustica*). L'initiation acropète peut également être suivie (sur certaines grappes secondaires du *N. rustica*) d'un développement d'*emblée basipète.*

Autrement dit, *à un même sens d'initiation* (*acropète*) *correspondent plusieurs sens de développement* (*acropète, simultané ou basipète*).

Le développement des méristèmes axillaires est suivi d'une floraison de même sens.

Par le sens de développement et de floraison des méristèmes axillaires, c'est l'inflorescence principale du *N. rustica* qui se rapproche le plus du « type grappe » ; celle du *N. tabacum* s'en éloigne quelque peu, et celle du *N. nudicaulis* davantage encore.

D'autre part l'étude, à l'intérieur d'une même espèce comme le *N. rustica*, de la grappe principale, des grappes secondaires, des cymes bipares nous a permis d'observer toutes les formes de transition, tant du point de vue morphologique que du point de vue ontogénique (passage du *développement* acropète des bourgeons, au développement basipète) entre la grappe de cymes et la cyme bipare. L'étude du sens d'*initiation* (passage de l'initiation acropète à l'initiation simultanée *ou* basipète) permet cependant de faire une distinction nette entre la grappe et la cyme bipare.

Le passage à la cyme unipare se fait par suite de l'avortement du bourgeon *inférieur* de la cyme bipare.

Des variations dans les sens de développement et de floraison ont également été observées à l'intérieur d'une même espèce, d'un individu à l'autre suivant les degrés de *vigueur* de la plante (lorsque les différences de vigueur sont bien marquées). En effet si *l'initiation* des méristèmes axillaires *est toujours acropète*, le sens de *développement* peut être *modifié* (simultané ⟶ basipète) ou *inversé* (acropète ⟶ basipète) dans le cas d'état chétif.

Les conditions de culture défavorables à la croissance de la plante n'affectent donc pas seulement la vigueur de celle-ci, mais peuvent également modifier son mode de développement et par suite son mode de floraison. Seul le sens d'initiation est inchangé.

Ces faits soulignent le risque qu'il y a à utiliser comme critère, pour définir une inflorescence, le sens de floraison et montrent, une fois de plus, la nécessité de l'étude ontogénique.

BIBLIOGRAPHIE

Aghion (D.). — 1964. Diversité d'organisation et de développement des méristèmes formés sur des fragments de hampe florale de Tabac. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *27*, 315-318.

Aghion - Prat (D.). — 1965. Néoformations de fleurs *in vitro* chez *Nicotiana tabacum* L. *Physiol. Vég.*, 3 (3), 229-303.

Baillon (H.). — 1888. Histoire des Plantes. *Hachette.*

Bernier (G.). — 1961. Ontogénie du méristème apical de *Sinapis alba* L. (Crucifères) depuis la graine jusqu'à l'édification de l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc.*, *252*, 2750-2752.

Bernier (G.). — 1964. Etude histophysiologique et histochimique de l'évolution du méristème apical de *Sinapis alba* L. cultivé en milieu conditionné et en diverses durées de jour favorables ou défavorables à la mise à fleurs. *Mém. Acad. Roy. Belg., Classe Sc.*, 2e série, *16*, fasc. 1, 1-149.

Bernier (G.) et Dath (M T.). — 1962. A propos de quelques cas d'apparition de fleurs le long d'entre-nœuds végétatifs et de feuilles le long de l'inflorescence chez *Sinapis alba* L. *Rev. Cytol. et Biol. végét.*, *25*, 241-252.

Bersillon (G.). — 1951. Sur le point végétatif de *Papaver somniferum* L. : structure et fonctionnement. *C. R. Acad. Sc.*, *232*, 2470-2472.

Bersillon (G.). — 1955. Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des Dicotylédones herbacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *16*, 225-443.

Bersillon (G.). — 1956. Les inflorescences de *Ruta graveolens* L. *Rev. gén. Bot.*, *63*, 437-460.

Bersillon (G.). — 1957. Ontogénie comparée de la tige feuillée et de l'inflorescence chez *Oenothera biennis* L. *C. R. Acad. Sc.*, *245*, 1455-1458.

Bersillon (G.). — 1958 *a*. L'appareil floral d'*Aquilegia vulgaris* L. *Rev. gén. Bot.*, *65*, 397-415.

Bersillon (G.). — 1958 *b*. L'inflorescence terminale de *Reseda lutea* L. ; ses rapports avec la pousse végétative. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *19*, 185-197.

Boke (N. H.). — 1947. Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea* L. *Amer. Journ. Bot.*, *34*, 433-439.

Bonnand (J.). — 1956. Le point végétatif de *Nicotiana tabacum* L. aux diverses phases de son fonctionnement. *C. R. Acad. Sc.*, *242*, 1209-1212.

Bonnand (J.). — 1959 *a*. *Nicotiana tabacum* L. Point végétatif et morphologie. *Rev. Cyt. et Biol. vég.*, *20*, 187-228.

Bonnand (J.). — 1959 *b*. Transformation de l'apex végétatif de *Nicotiana tabacum* L. (variété white burley) en apex inflorescentiel. *C. R. Acad. Sc.*, *248*, 1209-1211.

Bonnand (J.). — 1960. Etude de l'inflorescence de *Nicotiana glutinosa* L. *Ibid.*, *250*, 1531-1533.

Bonnand (J.). — 1961. Ontogénie de la cyme unipare scorpioïde du *Nicotiana glutinosa* L. *Ibid.*, *252*, 1498-1500.

Braun (A.). — 1851. Betrachtungen über die Erscheinungen der Verjüngung in der Nature. Leipzig.

Bravais (A. et L.). — 1837. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 2e sér., *7*, 193-221, 291-348 et *8*, 11-42.

Brulfert (J.). — 1963. Etude expérimentale de la formation de fleurs prolifères chez *Anagallis arvensis* L. *Bull. Soc. Bot. Fr., 110,* 138-140.

Brulfert (J.) et Chouard (P.). — 1961. Nouvelles observations sur la production expérimentale de fleurs prolifères chez *Anagallis arvensis. C. R. Acad. Sc., 253,* 179-181.

Bugnon (F.). — 1951 *a*. Une variante remarquable de l'inflorescence du *Polycarpon tetraphyllum* L. *Le Monde des Plantes,* 46e année, n° 276, 18-19.

Bugnon (F.). — 1951 *b*. Sur les hypoclades et les bourgeons axillaires superposés chez le *Samolus valerandi* L. *Bull. Scient. Bourgogne, 13,* 39-74.

Bugnon (F.). — 1955. Principales variations relatives au développement d'hypoclades dans les inflorescences des Dicotylédones. *Ibid., 15,* 201-211.

Bugnon (F.). — 1956. Principaux caractères morphologiques et interprétation ontogénique des hypomérithalles chez les Angiospermes. *Ibid., 16,* 67-80.

Bugnon (F.). — 1959. Eléments d'un chapitre complexe de morphologie végétale : les déformations nodales de la pousse par croissance intercalaire longitudinale chez les plantes à fleurs. *Ibid., 19,* 29-69.

Buvat (R.). — 1944-45. Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. *Ann. Sc. Nat. bot.,* 11e série, *5,* 1-130 et *6,* 1-119.

Buvat (R.). — 1950 *a*. Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du point végétatif de la Giroflée. *Cheiranthus cheiri* L., Crucifères. *C. R. Acad. Sc., 230,* 1968-1969.

Buvat (R.). — 1950 *b*. Evolution cytologique du point végétatif de *Lupinus albus* L. (Papilionacées). *Ibid.,* 2320-2322.

Buvat (R.). — 1951 *a*. Evolution histologique du point végétatif de *Myosurus minimus* L. *Ibid.,* 232, 1011-1013.

Buvat (R.). — 1951 *b*. Evolution cytologique du méristème apical de *Myosorus minimus* L., au cours de la phase végétative. *Ibid.,* 1232-1234.

Buvat (R.). — 1951 *c*. Transformation du point végétatif de *Myosurus minimus* L. en méristème floral. *Ibid.,* 2466-2468.

Buvat (R.). — 1951 *d*. La structure de l'apex de *Myosurus minimus* L. établie d'après son fonctionnement. *Ibid., 233,* 813-815.

Buvat (R.). — 1952. Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *13,* 199-300.

Buvat (R.). — 1953. L'apex de *Triticum vulgare* ; modalités de reprise des mitoses lors de la germination et du fonctionnement végétatif. *C. R. Acad. Sc., 236,* 1989-1991.

Buvat (R.). — 1955. Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol., 31,* 596-656.

Buvat (R.) et Liard (O.). — 1953. Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense* L. *C. R. Acad. Sc., 237,* 88-90.

Camefort (H.). — 1950. Structure du point végétatif de *Picea excelsa. C. R. Acad. Sc., 231,* 65-66.

Camefort (H.). — 1951. Structure du point végétatif de *Ginkgo biloba* en période d'activité (initiation foliaire). *Ibid., 233,* 88-90.

Camefort (H.). — 1954. Présence et localisation de l'acide ribonucléique dans le point végétatif de quelques Gymnospermes. *Ibid., 238,* 922-924.

Camefort (H.). — 1956. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *17,* 1-185.

Catesson (A. M.). — 1953. Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une Monocotylédone : *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Joncacées). *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *14,* 253-291.

Cauvet (D.). — 1864. Des Solanées. Strasbourg.

Champagnat (M.). — 1951. Origine et développement des bourgeons hypocotylaires chez *Linaria triphylla* L. *Ann. Sc. Nat. Bot., 12,* 121-130.

Champagnat (M.). — 1954 *a*. Ontogénie des bourgeons axillaires surnuméraires chez *Chænorrhinum minus* L. Lange. *Ann. Sc. Nat. Bot., 15,* 21-27.

Champagnat (M.). — 1954 *b*. Etude comparée des premiers stades du développement des méristèmes axillaires, végétatifs et floraux chez les *Chænorrhinum. Ibid.,* 111-115.

Chouard (P.). — 1950 *a*. Induction réversible de morphoses foliaires opposées et de la mise à fleurs chez deux Scabieuses par le photopériodisme. *C. R. Acad. Sc., 230,* 119-121.

Chouard (P.). — 1950 *b*. Réversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif sous l'effet du photopériodisme. *Ibid., 231,* 1245-1247.

Chouard (P.). — 1957. Réversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif par le photopériodisme et production expérimentale de fleurs prolifères chez *Anagallis arvensis. Ibid., 245,* 2351-2353.

Chouard (P.). — 1958. Remarques sur l'induction de quelques capacités fonctionnelles chez les plantes à fleurs et sur leur réversibilité. *Rev. Path. gén. et Physiol. clinique* (1957), publ. dans n° 695, 289-295.

Chouard (P.). — 1962. Quelques réflexions sur la physiologie de la floraison. *Bull. Soc. Bot. Fr., 109,* 9, 219-241.

Chouard (P.) et Lourtioux (A.). — 1959. Corrélations et réversions de croissance et de mise à fleurs chez la plante amphicarpique *Scrofularia arguta* Solander. *C. R. Acad. Sc., 249,* 889-891.

Codaccioni (M.). — 1958. Quelques aspects morphologiques de la floraison du Châtaignier. *C. R. Acad. Sc., 247,* 1478-1481.

Codaccioni (M.). — 1962. Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. *Rev. Cyt. et Biol. végét., 25,* 1-208.

Crockett (L. J.). — 1957. A study of the tunica-corpus and anneau initial of irradiated and normal stem apices of *Nicotiana tabacum. Bull. Torrey Bot. Club, U. S. A., 84,* 229-236.

Danert (S.). — 1958. Die Verzweigung der Solanaceen im reproduktiven Bereich. *Abhand. Deutschen Akad. Wissensch. Berlin.*

Dayes-Dujeu (M.). — 1957. Etude du point végétatif et des méristèmes intercalaires de l'*Ephedra monostachya. Rev. gén. Bot., 64,* 41-75.

De Candolle (A. P.). — 1827. Organographie végétale.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1962. Etude de quelques cymes unipares scorpioïdes anormales chez *Nicotiana glutinosa* L. : possibilité de passage à un état végétatif. *C. R. Acad. Sc., 254,* 1140-1142.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1963. Etude de bourgeons surnuméraires végétatifs présents sur la cyme unipare scorpioïde du *Nicotiana glutinosa* L. *Ibid., 256,* 1340-1343.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1964 *a*. Etude morphologique de l'inflorescence du *Nicotiana rustica* (variété *brasilia*) : grappe de cymes bipares. *Ibid., 258,* 668-671.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1964 *b*. Etude de l'ordre d'initiation et de l'ordre de développement des bourgeons axillaires inflorescentiels sur la grappe complexe du *Nicotiana rustica* L. (var. *brasilia*). *Ibid.,* 2648-2651.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1964 *c*. La cyme bipare du *Nicotiana rustica* : étude de l'initiation et du développement des premiers bourgeons. *Ibid., 259,* 3337-3340.

Diomaiuto-Bonnand (J.). — 1964 *d*. Etude de la cyme et de la grappe composée de cymes chez le *Nicotiana glutinosa* et le *Nicotiana rustica* L. *Bull. Soc. bot. Fr., Mémoires,* 180-190.

Duchartre (P.). — 1867. Eléments de botanique ; 1877, 2e éd. ; 1885, 3e éd.

Eichler (A. W.). — 1875-1878. Blütendiagramme. Leipzig.

Emberger (L.). — 1960. Les végétaux vasculaires, t. 2 du Traité de Botanique systématique par M. Chadefaud et L. Emberger. *Masson et Cie, Paris.*

Fardy (A.), Schwartz (D.) et Cuzin (J.). — 1950. Structure et évolution cytohistologique de l'apex chez *Nicotiana tabacum* L. *C. R. Acad. Sc., 231,* 1242-1243.

Fardy (A.), Schwartz (D.) et Cuzin (J.). — 1953. Ontogenèse de *Nicotiana tabacum* L. Structures et fonctions du méristème apical. *Ann. inst. exp. Tabac, Bergerac,* 1, *4,* 73-100.

Favard (A.). — 1954. Evolution histologique de l'embryon de *Drosera rotundifolia* L. lors de la germination. *C. R. Acad. Sc., 239,* 78-80.

Favard (A.). — 1956. Transformation du point végétatif en méristème d'inflorescence chez *Drosera rotundifolia* L. *Ibid., 243,* 2124-2127.

Favard (A.). — 1958. Etude des inflorescences de *Drosera intermedia* Hayn : la cyme unipare scorpioïde et ses modifications. *Ibid., 246,* 2508-2511.

Favard (A.). — 1960 *a*. Ontogenèse de l'inflorescence du *Myosotis des Alpes.* Ontogenèse de l'inflorescence primaire. *Ibid., 250,* 908-910.

Favard (A.). — 1960 *b*. Ontogenèse de l'inflorescence de *Myosotis alpestris.* Ontogenèse des inflorescences partielles de second ordre. *Ibid., 250,* 1534-1536.

Favard (A.). — 1963. Contributions à l'étude histologique et cytologique de la croissance et du développement des *Drosera. Ann. Sc. Nat. Bot.,* 12, *4,* 265-501.

Favard (A.). — 1964. Le problème des bourgeons axillaires précoces dans la morphogénèse des inflorescences en cyme chez les *Drosera. Bull. Soc. bot. Fr. Mémoires,* 191-201.

Gifford (Jr. E. M.). — 1951. Ontogeny of the vegetative axillary bud in *Drymis Winteri,* var. *Chilensis. Amer. Journ. Bot., 38,* 234-243.

Goebel (K.). — 1928. Organographie der Pflanzen, 3e éd., 1re partie. *Iena.*

Goebel (K.). — 1931. Blütenbildung und Sprossgestaltung, *Fischer, Iena* (Supp. 2. Organographie der Pflanzen).

Goodspeed (Th. H.). — 1954. The Genus *Nicotiana. Waltham, Mass.,* U. S. A.

Gorenflot (R.). — 1959. Le polymorphisme de *Plantago coronopus* L. (ses manifestations et ses causes). *Rev. Cyt. et Biol. vég., 20,* 237-521.

Grégoire (V.). — 1935. Sporophylles et organes floraux, tige et axe floral. *Rev. trav. bot. néerl., 32,* 453.

Grégoire (V.). — 1938. La morphogénèse et l'autonomie morphologique de l'appareil floral. I : Le Carpelle. *La Cellule, 47,* 247-452.

Greulach (V. A.). — 1942. Photoperiodic after effects in six Composites. *Bot. Gaz., 103,* 698-709.

Hadj-Moustapha (M.). — 1957. Point végétatif et point inflorescentiel chez le *Cleome spinosa* Jacq. *C. R. Acad. Sc., 245,* 710-712.

Hadj-Moustapha (M.). — 1959. Recherches sur les Capparidacées. Contribution à l'étude de l'inflorescence en grappe. *Thèse,* Paris, non publiée.

Lance (A.). — 1952. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e série, *13,* 301-339.

Lance (A.). — 1954 *a*. Evolution histologique de l'apex d'*Aster sinensis* L. *C. R. Acad. Sc., 238,* 1442-1444.

Lance (A.). — 1954 *b*. Transformation du point végétatif d'*Aster sinensis* L. en méristème d'inflorescence. *Ibid.,* 2437-2439.

Lance (A.). — 1954 *c*. Répartition de l'acide ribonucléique dans les méristèmes apicaux de deux Composées. *Ibid., 239,* 1238-1239.

LANCE (A.). — 1954 *d*. Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du méristème apical de *Chrysanthemum segetum* L. *Ibid.*, 1664-1666.

LANCE (A.). — 1955. Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Scabiosa ukranica* L. *Ibid., 240,* 1461-1463.

LANCE (A.). — 1956 *a*. Evolution cytologique du méristème apical de *Scabiosa ukranica* L. de la graine à l'inflorescence. *Ibid., 242,* 812-815.

LANCE (A.). — 1956 *b*. Recherches histocytologiques sur *Xanthium pennsylvanicum* Wallr. (Ambrosiacées). *Ibid.*, 3102-3105.

LANCE (A.). — 1957 *a*. Sur l'édification du rameau florifère du *Xanthium pennsylvanicum* Wallr. (Ambrosiacées). *Ibid., 244,* 927-930.

LANCE (A.). — 1957 *b*. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sc. Nat. bot.*, 11e série, *18,* 91-421.

LANCE-NOUGARÈDE (A.). — 1960. Ontogénie du méristème végétatif principal et des méristèmes latéraux reproducteurs chez *Veronica teucrium* L. (Scrofulariacées). *C. R. Acad. Sc., 250,* 2748-2750.

LANCE-NOUGARÈDE (A.). — 1961. Comparaison du fonctionnement reproducteur chez deux plantes vivaces construisant des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale. *Teucrium scorodonia* L. (Labiées) et *Alyssum maritimum* Lamk. (Crucifères). *Ibid., 252,* 924-926.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1957. Evolution du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) de la germination à l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc., 245,* 712-715.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1958. Sur le fonctionnement du méristème apical de *Beta vulgaris* L. (var. Cérès sucrière) depuis la phase adulte jusqu'à la fleur terminale. *Ibid., 246,* 3177-3180.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1959. Ontogénie du méristème apical de *Primula malacoides* Franch. depuis la germination jusqu'à l'édification de l'inflorescence. *Ibid., 249,* 745-747.

LANCE (A.) et RONDET (P.). — 1962. Variations morphologiques et histologiques du développement de l'*Alyssum maritimum* Lamk. en relation avec les conditions de culture ; essai de réversion de la phase reproductrice à la phase végétative. *Revue Cytol. et Biol. vég., 25,* 209-240.

LAWALREE (A.). — 1948. Histogénèse florale et végétative chez quelques Composées. *La Cellule, 52,* 213-294.

LE MAOUT (M. Emm). — 1852. Organographie et Taxonomie. Histoire Naturelle des Familles végétales. *Paris, L. Curnier.*

LEVACHER (Ph.). — 1964. Etude morphologique de la Parisette (*Paris quadrifolia* L.) : développement du rhizome et structure histologique du point végétatif. *C. R. Acad. Sc., 258,* 308-311.

LISON (L.). — 1960. Histochimie et cytologie animale. *Gauthier-Villars, Paris.*

LOISEAU (J.-E.). — 1959. Observations et expérimentation sur la phyllotaxie et le fonctionnement du sommet végétatif chez quelques Balsaminacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *20,* 1-214.

MAGIN (N.). — 1960. Evolution de l'apex d'une plante bisannuelle : *Daucus carota* L. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 21,* 401-438.

MAJUMDAR (G. P.). — 1942. The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. *Ann. Bot. n. s., 6,* 49-81.

MARESQUELLE (H. J.). — 1961. Sur la filiation des inflorescences. *Bull. Soc. Bot. Fr., Mémoires,* 117-119.

MARESQUELLE (H. J.). — 1964 *a*. Sur la filiation des inflorescences, Second apport. Travaux dédiés à L. Plantefol, 1965. *Masson et Cie, Paris.*

MARESQUELLE (H. J.). — 1964 *b*. Sur la filiation des inflorescences (3e apport). Fleurs de renfort et inflorescences de renfort. *Bull. Soc. bot. Fr., Mémoires,* 93-95.

MARESQUELLE (H. J.). — 1964 *c*. Sur la filiation des inflorescences (4e apport). La notion de racémisation en morphologie végétale. *Bull. Soc. bot. Fr., Mémoires,* 96-100.

MILLER (H. A.) et WETMORE (R. H.). — 1946. Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. III. The apices of mature plant. *Amer. Journ. Bot., 33,* 1-10.

NEWMAN (I. V.). — 1936. Studies in the Australian Acacias. VI. The meristematic activity of the floral apex of *Acacia longifolia* and *Acacia suaveolens* as a histogenetic study of the ontogeny of the carpel. *Proc. Linn. Soc. of N. S. W., 61,* 56.

NOUGARÈDE (A.). — 1963. Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. Travaux dédiés à L. Plantefol, 1965. *Masson et Cie, Paris.*

NOZERAN (R.). — 1955. Contribution à l'étude de quelques structures florales (essai de Morphologie Florale comparée). *Ann. Sc. Nat. Bot.,* 11e, *16,* p. 57.

PAYER (J. B.). — 1857 *a*. Eléments de Botanique, 1re partie, Organographie. Paris.

PAYER (J. B.). — 1857 *b*. Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris.

PARKIN (J.). — 1914. The Evolution of the Inflorescence. *J. Linn. Soc. Bot. (London), 42,* 511-563.

PHELOUZAT (R.). — 1957. Le méristème apical d'*Agrimonia eupatoria* L. dans l'ontogénie de la pousse végétative et de l'inflorescence. *C. R. Acad. Sc., 245,* 2525-2528.

PHELOUZAT (R.). — 1958. Ontogénie comparée d'une fleur latérale et de la fleur terminale chez l'*Agrimonia eupatoria* L. *Ibid., 246,* 2393-2396.

PHELOUZAT (R.). — 1962 *a*. Ontogenèse de la pousse aérienne chez le *Poterium sanguisorba* L. *Ibid., 255,* 153-155.

PHELOUZAT (R.). — 1962 *b*. Etude morphologique et ontogénique chez le *Geum urbanum* L. *Ibid.,* 344-346.

PHELOUZAT (R.). — 1963. Morphologie, phyllotaxie, ontogénie de trois Rosacées : *Agrimonia eupatoria* L., *Poterium sanguisorba* L., *Geum urbanum* L. *Rev. Cytol. et Biol. vég., 26,* 101-347.

PHELOUZAT (R.). — 1964 *a*. Présence d'un anneau initial fonctionnel dans l'apex de quelques inflorescences en grappes. *Bull. Soc. Bot. Fr. Mémoires,* 160-167.

PHELOUZAT (R.). — 1964 *b*. Le système inflorescentiel du *Geum urbanum* L. *Ibid.,* 168-172.

PHILIPSON (W. R.). — 1946. Studies in the Development of the Inflorescence : I. The capitulum of *Bellis perennis* L. *Ann. Bot. Lond., N. S., 10,* 257-270.

PHILIPSON (W. R.). — 1947 *a*. Some observations on the apical meristems of leafy and flowering shoots. *J. Linn. Soc. Lond. Bot., 53,* 187-193.

PHILIPSON (W. R.). — 1947 *b*. Studies in the Development of the Inflorescence. II. The capitula of *Succisa pratensis* Moench. and *Dipsacus fullonum* L. *Ann. Bot., Lond., N. S., 11,* 285-297).

PHILIPSON (W. R.). — 1947 *c*. Studies in the Development of the Inflorescence. III. The Thyrse of *Valeriana officinalis* L. *Ibid.,* 409-415.

PHILIPSON (W. R.). — 1948 *a*. Studies in the Development of the Inflorescence. IV. The Capitula of *Hieracium borealis* Fries. and *Dahlia gracilis* Ortg. *Ibid., 12,* 65-75.

PHILIPSON (W. R.). — 1948 *b*. Studies in the Development of the Inflorescence. V. The raceme of *Lobelia dortmanna* L. and other Campanulaceous inflorescences. *Ibid.*, 147-157.

PHILIPSON (W. R.). — 1949. The ontogeny of the shoot apex in Dicotyledons. *Biol. Rev., 24,* 21-50.

PHILIPSON (W. R.). — 1954. Organization of the shoot apex in Dicotyledons. *Phytomorphology, 4,* 70-75.

PLANTEFOL (L.). — 1946-1947. Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, 1946, *7,* 153-229 ; 1947, *8,* 1-71.

PLANTEFOL (L.). — 1947. Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. gén. Bot., 54,* 49-81.

PLANTEFOL (L.). — 1948. L'ontogénie de la fleur. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 11e série, *9,* 31-186.

PLANTEFOL (L.). — 1951. Phyllotaxie et point végétatif. *Scientia,* 45e année, 6e série, 91-98.

PLANTEFOL (L.). — 1957. Sur deux notes relatives à l'ontogénie d'inflorescences. *C. R. Acad. Sc., 245,* 603-606.

POUX (N.). — 1957. Comportement du méristème apical d'un Blé d'hiver (*Triticum sativum* Lamk.) semé au printemps. *C. R. Acad. Sc., 245,* 2522-2525.

POUX (N.). — 1958. Comportement du méristème apical de deux variétés de Blé, *Triticum sativum* Lamk, l'une de printemps, l'autre d'automne, semées simultanément au printemps. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 19,* 273-305.

POUX (N.). — 1960 *a*. Variations de la répartition des ribonucléoprotéines dans l'apex d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill.) au cours du développement. *C. R. Acad. Sc., 250,* 585-587.

POUX (N.). — 1960 *b*. Evolution cytologique du méristème apical d'un Blé de printemps (*Triticum vulgare* Vill., var. Vilmorin Werna). *Ibid.*, 1099-1101.

POUX (N.). — 1960 *c*. Variations de la répartition des ribonucléoprotéines dans les apex d'un Blé d'hiver (*Triticum vulgare* Vill.) semé, soit au printemps, soit en automne. *Ibid., 251,* 1904-1906.

RABECHAULT (H.). — 1959 à 1962. Rapports annuels (sur *Chrysanthemum* × *hortorum*) au Comité de Direction du Phytotron, C. N. R. S., Paris.

RAUH (W.) et REZNIK (H.). — 1951. Histogenetische Untersuchungen an Blüten und Infloreszenzachsen. I. Teil : Die Histogenese becherförmiger Blüten und Infloreszenzachsen sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. *Sitzungsber. Heidelberg. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl.,* 3, 139-207.

RAUH (W.) et REZNIK (H.). — 1953. *Idem.* II : Die Histogenese der Achsen Köpfchenförmiger Infloreszenzen. *Beit. Biol. Pflanzen, 29,* 233-296.

REEVE (R. M.). — 1943. Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica. Amer. Journ. Bot., 30,* 608-619.

RICKETT (H. W.). — 1944 The Classification of Inflorescences. *Bot. Rev., 10,* 187.

RICKETT (H. W.). — 1955. Materials for a Dictionary of Botanical Terms. III : Inflorescences. *Bull. Torrey Bota. Club,* 82, *6,* 419-445.

SATINA (S.) and BLAKESLEE (A. F.). — 1941. Periclinal chimeras in *Datura stramonium* in relation to development of leaf and flower. *Amer. Journ. Bot., 28,* 862-871.

SATINA (S.) and BLAKESLEE (A. F.). — 1943. Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development of the carpel. *Ibid., 30,* 453-462.

SCHIMPER (C.) et BRAUN (A. C. H.). — 1835. Dr. Carl Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständniss der Blattstellung nebst Andeutung der hauptsächlichen Blattstellunggesetze und insbe-

sondere des neuentdeckten Gesetz der Aneinanderreihung von Cyclen verschiedener Maasse. *Flora, 18,* pp. 145-192.

Schmidt (A.). — 1924. Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch., 8,* 345-404.

Sell (Y.). — 1964 *a*. Grappes terminales et grappes latérales. 1re note. Deux types de grappes latérales. Discussion dans l'esprit des idées de Troll. *Bull. Soc. Bot. Fr. Mémoires,* 54-67.

Sell (Y.). — 1964 *b*. Grappes terminales et grappes latérales. 2e note. Gradient de puissance végétative et gradient de floraison dans les grappes latérales. *Ibid.,* 68-78.

Steinberg (R. A.). — 1959. Comparaison of daylength and temperature responses in *Nicotiana* and its Taxonomic sections. *Amer. Journ. Bot., 46* (4), 261-268.

Taillandier (J.). — 1965. Sur l'incorporation de thymidine tritiée dans l'apex végétatif du *Pinus pinea. C. R. Acad. Sc., 260,* 4043-4045.

Tribot (R.). — 1961. Le point végétatif du *Cryptomeria japonica* Don. Phyllotaxie et vascularisation des axes épicotylés. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 23,* 1-48.

Troll (W.). — 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, t. 1, Vegetationsorgane, 1re partie.

Troll (W.). — 1950. — Ueber den Infloreszenzbegriff und seine Anwendungen auf die blühende Region krautiger Pflanzen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz-Math. Naturw. Kl., 15,* 377-415.

Vaughan (J. G.) et Jones (F. R.). — 1953. Structure of the Angiosperm inflorescence apex. *Nature (London), 171,* 751-752.

Vaughan (J. G.). — 1955. The morphology and growth of vegetative and reproductive apices of *Arabidopsis thaliana* L. Heynh., *Capsella bursa-pastoris* L. Medic. and *Anagallis arvensis* L. *Journ. Linn. Soc. London, 55,* 279-301.

Vescovi (P.). — 1958. Phyllotaxie, point végétatif et vascularisation du *Lathyrus aphaca* L. *Rev. Cyt. et Biol. vég., 19,* 377-440.

Vescovi (P.). — 1960. Ontogenèse comparée du bourgeon axillaire et de la fleur axillaire chez le *Lathyrus aphaca* L. *C. R. Acad. Sc., 250,* 2421-2424.

Vescovi (P.). — 1962. Ontogénèse des inflorescences en grappe indéfinie sans fleur terminale chez le *Spartium junceum* L. *Ibid., 255,* 3459-3461.

Vescovi (P.). — 1964. Etude comparée de l'ontogenèse de la grappe terminale indéfinie sans fleur terminale chez le *Spartium junceum* L. et du fonctionnement de l'apex du *Lathyrus aphaca* L. dans sa phase reproductrice. *Bull. Soc. Bot. Fr. Mémoires,* 173-179.

Wagner (R.). — 1907. Zur Morphologie des Tabaks und einiger anderer *Nicotiana*-Arten. *Sitz. Ber. Akad. Wissensch. Wien, Math.-nat. Kl., 116,* 61.

Warming (E.). — 1872. Recherches sur la ramification des Phanérogames, principalement au point de vue de la partition du point végétatif. *Œuvres Soc. roy. Sc. Copenhague,* 5, *10.*

TABLE DES CHAPITRES

Introduction 3

Historique 5

Méthodes et techniques 9

Première partie

Morphologie et ontogénie du *Nicotiana glutinosa* L.

Etude de l'inflorescence : Cyme unipare scorpioïde

Chapitre I. — Morphologie générale 12

Chapitre II. — Etude ontogénique 14

I. — Phase végétative 14

II. — Phase inflorescentielle 15

Chapitre III. — Etude morphologique de l'inflorescence : structure et variations observées 23

I. — Les fleurs : disposition des sépales 23

II. — Positions diverses des fleurs et des bractées sur l'axe inflorescentiel 26

III. — Transformation de la cyme unipare en cyme bipare et inversement 27

IV. — Nombre de bourgeons de l'axe principal évoluant directement en cymes 29

Chapitre IV. — Réversion d'une phase inflorescentielle a une phase végétative 31

I. — Etude d'un cas 31

II. — Autres cas observés 33

III. — Traits communs aux inflorescences faisant l'objet de réversion 36

IV. — Faits à rapprocher des phénomènes de réversion 37

V. — Remarques sur les conditions dans lesquelles ont été observées les réversions 40

VI. — Conclusions 41

DEUXIÈME PARTIE

Morphologie et ontogénie des *N. tabacum* L., *N. rustica* L. et *N. nudicaulis* Watson.

L'inflorescence : Etude des groupements de cymes unipares scorpioïdes

LE *NICOTIANA TABACUM*

Chapitre I. — ETUDE MORPHOLOGIQUE 46
I. — Morphologie générale 46
II. — Morphologie de l'inflorescence 48

Chapitre II. — ETUDE ONTOGÉNIQUE 55
I. — Evolution du méristème apical 55
A. — *La phase végétative* 55
B. — *Fin de la phase végétative* 61
C. — *La phase inflorescentielle* 63
D. — *Résumé des observations faites au niveau du méristème apical lors des phases végétative et inflorescentielle* . 67
II. — Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels . . . 69
A. — *Les différentes phases de l'évolution d'un bourgeon axillaire inflorescentiel* 69
B. — *Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons inflorescentiels sur l'axe principal* 73

LE *NICOTIANA RUSTICA*

Chapitre I. — ETUDE MORPHOLOGIQUE 80
I. — Morphologie générale 80
II. — Morphologie de l'inflorescence 82
A. — *Organisation générale* 82
B. — *La cyme bipare* 83
C. — *Etudes des différentes parties de l'inflorescence* . . . 88
D. — *Les bourgeons surnuméraires* 90

Chapitre II. — ETUDE ONTOGÉNIQUE 92
I. — Evolution du méristème apical 92
A. — *La phase végétative* 92
B. — *La phase inflorescentielle* 93
C. — *Résumé des observations faite au niveau du méristème apical lors des phases végétative et inflorescentielle.* 97

II. — Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels : ordre d'initiation et ordre de développement 98
A. — *Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons sur la grappe complexe principale* 100
B. — *Ordre d'initiation et ordre de développement des bourgeons sur les grappes secondaires* 102
C — *La cyme bipare. Ordre d'initiation et ordre de développement des premiers bourgeons. Passage à la cyme unipare* 104
D. — *Tableau récapitulatif concernant l'évolution des méristèmes axillaires sur les différentes parties de l'inflorescence. Conclusions* 109
E. — *Evolution des méristèmes axillaires inflorescentiels sur une inflorescence chétive. Discussion* 111

LE *NICOTIANA NUDICAULIS*

Chapitre I. — Etude morphologique 115
I. — La partie allongée 115
II. — La partie en rosette 118

Chapitre II. — Etude ontogénique 120
I. — Evolution du méristème apical 120
A. — *La phase en rosette* 120
B. — *La phase d'allongement* 123
C. — *Résumé des principales modifications observées au niveau du méristème apical au cours de l'ontogenèse* . 127
II. — Evolution des méristèmes axillaires : ordre d'initiation et ordre de développement 128
A. — *Ordre d'initiation* 128
B. — *Ordre de développement* 129

RECAPITULATION DES PRINCIPAUX FAITS OBSERVES CONCERNANT L'INFLORESCENCE DES *N. TABACUM*, *N. RUSTICA* ET *N. NUDICAULIS*

I. — Faits concernant l'évolution du méristème apical inflorescentiel. Essai d'interprétation 132
II. — Faits concernant l'ordre d'initiation, de développement et de floraison des méristèmes axillaires inflorescentiels. Considérations diverses 143

Conclusions générales 149

Bibliographie 155

LEGENDES DES PLANCHES

Planche I

Nicotiana glutinosa

Fig. 1. — Aspect général d'un pied encore jeune de *N. glutinosa* cultivé en jardin. *I*, cyme, axillaire de la dernière feuille, prolongeant l'axe végétatif.

Fig. 2 a et 2 b. — Photographies d'une jeune cyme observée côté fleurs (2 a) et côté bractées (2 b).

Fig. 3. — Cas de réversion d'une phase inflorescentielle à une phase végétative. Les fleurs sont indiquées par les flèches.

Fig. 4. — Aspect d'une cyme à « tendances » végétatives : observer les bractées α et β bien développées, les fleurs atrophiées (voir également 5 b), les bourgeons végétatifs (*bg. vég.*) à l'aisselle de β_1 et β_3 et le rameau végétatif (*r. vég.*) à l'aisselle de α_1. Comparer avec l'inflorescence normale fig. 2 a.

Fig. 5 a, 5 b. — Ces figures représentent respectivement une fleur normale, une fleur atrophiée de même âge, photographiées au même grossissement.

F_n, dernière feuille ; *FL. T.*, fleur terminale ; *1*, *2*, *3*... fleurs successives ; α et β, bractées ; *J. infl.*, jeune inflorescence ; *bg. vég.*, bourgeon végétatif ; *r. vég.*, rameau végétatif.

Planche II

Nicotiana glutinosa

Fig. 1. — Point végétatif au stade de 7-8 feuilles (Navachine, hématoxyline).

Fig. 2. — Apex vers la fin de la phase végétative (Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).

m. a., méristème d'attente ; *a. i.*, anneau initial ; *m. m.*, méristème médullaire.

Planche III

Nicotiana glutinosa

Passage à la phase inflorescentielle

Fig. 1. — Début de la formation de la fleur terminale *FL. T.* et du premier bourgeon a_1 de la cyme à l'aisselle de la dernière feuille F_n.

Fig. 2, 3 et 4. — Individualisation progressive de la fleur terminale *FL. T.* et du bourgeon a_1.

pr., cordon procambial ; *p. fl.*, pédoncule floral ; S_1, premier sépale ; zc_1, zone en coquille du bourgeon a_1. Sur les fig. 1 et 2, la parenthèse indique que zc_1, en début de formation, est à peine visible.

(Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).

Planche IV

Nicotiana glutinosa

Evolution du premier bourgeon a_1 de la cyme

Fig. 5 *bis*. — Aspect, vu à la loupe binoculaire, de la fleur terminale *FL. T.* et du premier bourgeon a_1 de la cyme un peu avant son entrée en organogenèse. F_n, dernière feuille formée.

Fig. 7 *bis*. — Organisation du bourgeon a_1 : individualisation de la première fleur *1* de la cyme, de la première bractée β_1 et du deuxième bourgeon a_2. La fleur terminale *FL. T.* a 4 sépales formés (S_1 à S_4).

Fig. 8 *bis*. — Stade postérieur à celui figuré en 7 *bis*, le premier sépale S_1 de la fleur *1* est ébauché. Présence, sur cet échantillon, d'une bractée stérile α_1.

Fig. 5. — Coupe longitudinale du bourgeon a_1, figuré en 5 *bis*, suivant le plan BB'.

Fig. 6. — Coupe longitudinale du bourgeon a_1 au moment où la fleur *1*, la bractée β_1 et son bourgeon a_2 commencent à s'individualiser (stade intermédiaire entre celui figuré en 5 *bis* et celui figuré en 7 *bis*). On peut observer une légère protubérance parenchymatisée à l'emplacement de α_1.

Fig. 7. — Stade postérieur à celui figuré en 6 et correspondant à celui dessiné en 7 *bis*. Plan de coupe BB'. Individualisation de la fleur *1*, de la bractée β_1 et de son bourgeon a_2 ; zc_2, zone en coquille du bourgeon a_2.

Fig. 8. — Stade postérieur à celui figuré en 7 et correspondant à celui dessiné en 8 *bis*. Plan de coupe BB'. La zone en coquille zc_2 se parenchymatise et s'estompe dans la partie inférieure du bourgeon. La bractée α_1, stérile, est située à un niveau inférieur à celui de β_1.

(Fig. 7 : Navachine, hématoxyline. Autres figures : Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

Planche V

Nicotiana glutinosa

Suite de l'ontogenèse de la cyme

Fig. 10 *bis*. — Organisation du deuxième bourgeon de la cyme : individualisation de la deuxième fleur 2, de la deuxième bractée β_2 et du troisième bourgeon a_3.

Fig. 11 *bis*. — Stade postérieur à celui figuré en 10 *bis*.

Fig. 9. — Coupe longitudinale du bourgeon a_2 au moment où la fleur 2, la bractée β_2 et son bourgeon a_3 commencent à s'individualiser. Stade correspondant à celui figuré en 8 *bis*, pl. IV. Plan de coupe AA'.

Fig. 10. — Stade postérieur à celui de la figure 9 et correspondant à celui figuré en 10 *bis*. Plan de coupe AA'. Individualisation de la fleur 2, de la bractée β_2 et de son bourgeon a_3. zc_3, zone en coquille du bourgeon a_3 déjà très estompée dans la partie inférieure du bourgeon.

Fig. 11. — Stade postérieur à celui de la figure 10 et correspondant à celui figuré en 11 *bis*. Plan de coupe AA'. Remarquer l'importance du bourgeon a_3 par rapport à celle de la fleur 2. La fleur 2 paraît comprimée contre *FL. T.*

(Acool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

Fig. 12. — Aspect d'une jeune cyme comportant 5 fleurs, la cinquième est à l'état de jeune primordium. On commence à distinguer les deux rangées de fleurs et les deux rangées de bractées. Les hélices sépalaires des fleurs de la rangée de droite sont senestres, celles des fleurs de la rangée de gauche sont dextres (voir explication dans le texte).

Planche VI

Nicotiana glutinosa

Fig. 1. — Coupe longitudinale axiale dans un bourgeon végétatif formé entre la 6e fleur et la 6e bractée d'une jeune inflorescence (réversion).

Fig. 2. — Coupe longitudinale axiale dans un bourgeon végétatif surnuméraire formé à l'aisselle de la première bractée β_1 d'une cyme.

a. i., anneau initial.

(Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).

Planche VII

Nicotiana tabacum

Fig. 1. — Aspect général de la plante lors de la fructification (la portion basale de la tige n'est pas représentée). La limite entre l'inflorescence et la partie végétative est nette.

Fig. 2. — Photographie de l'inflorescence lors de l'épanouissement.
— La fleur terminale *FL. T.* est la première épanouie.
— Dans la portion *a*, la 1re fleur de chaque cyme axillaire est en bouton ; la floraison est simultanée.
— Dans la portion *b*, la floraison est basipète (retard très important pour la 1re inflorescence (flèche) qui est une grappe de 4 cymes).

Fig. 3. — Photographie d'une inflorescence chétive lors de l'épanouissement.
— La fleur terminale *FL. T.* est la première épanouie.
— Les inflorescences axillaires de la partie *a* (en nombre réduit) s'épanouissent dans un ordre basipète. Les inflorescences axillaires de la partie *b* ne sont pas développées.

Planches VIII et IX

Nicotiana tabacum

Coupes longitudinales axiales passant par la dernière feuille f_n ou la dernière bractée formée b_n. On observe toujours à gauche la section (sensiblement médiane) de f_{n-4} ou b_{n-4}. La hauteur de b_{n-4} varie suivant les individus.

a. i., anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire ; *b. a.*, bourgeon axillaire végétatif ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel ; *z. c.*, zone en coquille ; *FL. T.*, fleur terminale ; S_1, premier sépale.

(Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle, exception faite de la figure 1, Pl. IX.

Pl. VIII.

Fig. 1. — Apex végétatif (17 feuilles, début élongation).

Fig. 2 et 2 *bis*. — Apex à la fin de la phase végétative et observation sous la loupe du même échantillon. Remarquer sur la fig. 2 l'atténuation de la zonation due à l'enrichissement en acide ribonucléique du méristème d'attente.

Fig. 3 et 3 *bis*. — Apex au cours de la première moitié de la phase inflorescentielle et observation sous la loupe du même échantillon. La zonation a totalement disparu.

(Voir les relevés de mitoses correspondant aux fig. 1, 2 et 3 : fig. 21, A, B, C).

Pl. IX.

Fig. 1. — Apex au cours de la seconde moitié de la phase inflorescentielle. Remarquer la zonation très nette, la région centrale étant beaucoup moins colorée que les deux régions qui la bordent.

Fig. 2 et 2 *bis*. — Apex à la fin de la phase inflorescentielle (b_n est la dernière bractée de l'inflorescence) et observation sous la loupe de l'échantillon. L'axe du méristème apical est déjeté sur le côté. Remarquer la zonation assez nette.

Fig. 3 — Stade légèrement postérieur à celui de la figure 2. Observer, dans la région latérale située au-dessus de *b. a. i.*, la disposition des cellules qui se sont divisées anticlinalement.

(Voir les relevés de mitoses correspondant aux fig. 1, 2 et 3 : fig. 21, D, E, F).

Fig. 4 et 4 *bis*. — Formation de la fleur terminale *FL. T.* (S_1 est le premier sépale) et observation sous la loupe de l'échantillon.

Planche X

Nicotiana rustica

Fig. 1. — Aspect général de la plante adulte (la partie basale n'est pas représentée). On n'observe pas de limite nette entre la partie végétative et l'inflorescence (comparer avec le *N. tabacum*, Pl. VII). Les inflorescences axillaires sont séparées de leurs bractées axillantes (*HP.*, hypomérithalle).

Fig. 2. — Photographie de l'inflorescence lors de l'épanouissement. Les fleurs terminales des grappes latérales (partie supérieure de *c* et partie *b*) s'épanouissent avant les premières fleurs des cymes bipares de la partie *a* (lesquelles s'épanouissent en même temps) : la floraison est *acropète* sur *l'ensemble* de l'inflorescence principale, abstraction faite de la fleur terminale *FL. T.* qui s'épanouit avant les cymes bipares sous-jacentes (mais après les grappes latérales des parties *c* et *b*).

Dans la partie inférieure de la portion *c* (pointillé) qui représente la zone de transition, la floraison est *basipète*.

Fig. 3. — Aspect d'une grappe complexe *secondaire* montrant une nette acrotonie. La floraison est *basipète* (niveau approximatif, b_{n-26} de la figure 24, A).

Fig. 4. — Photographie d'une inflorescence chétive lors de l'épanouissement.
— La fleur terminale *FL. T.* est la première épanouie.
— Les cymes bipares de la partie *a* s'épanouissent dans un ordre basipète.
— Les inflorescences des parties *b* et *c*, en nombre très réduit, sont formées mais ne sont pas encore développées (fleurs à l'état d'ébauches).

FL. T., fleur terminale de la grappe principale ; *fl. t.*, fleur terminale d'une grappe secondaire ; *a*, *b*, *c*, parties de l'inflorescence (voir texte).

Planche XI

La cyme bipare du *Nicotiana rustica*

Fig. 1. — Photographies de jeunes cymes bipares insérées sur *l'axe principal* montrant le développement progressif (de b_{n-10} à b_n) de la branche axillée par α_1 (*b*, bractée axillante de la cyme).

Fig. 2. — Photographies de jeunes cymes bipares insérées sur un *axe secondaire* (niveau b_{n-25}, fig. 24, A) : les cymes sont d'autant plus développées qu'elles sont situées plus haut sur l'axe secondaire (1 à 7, numéro d'ordre des cymes).

1, première fleur ; α et β bractées de la cyme.

Planches XII et XIII

Le méristème apical du *Nicotiana rustica*

Coupes longitudinales axiales passant par la dernière feuille (f_n) ou la dernière bractée (b_n) formée. On observe toujours à gauche la section (sensiblement

médiane) de f_{n-4} ou b_{n-4}. Seule la fig. 4 de la Pl. XII montre une orientation différente.

(Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

Pl. XII.

Fig. 1. — Phase végétative avancée.
a. i., anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire ; *b. a.*, bourgeon axillaire en début de formation.

Fig. 2. — Edification de la partie *c* de l'inflorescence (voir schéma général fig. 24, A). La zonation est atténuée (enrichissement de la région centrale en acide ribonucléique).

Fig. 3 et 4. — Edification de la *base* de la partie *b* de l'inflorescence. Le schéma montre la direction des coupes. La zonation est toujours atténuée. Remarquer fig. 3 la naissance précoce du bourgeon axillaire inflorescentiel *b. a. i.*, à l'aisselle de b_n.

(Voir les relevés de mitoses correspondant aux fig. 1 à 4 : fig. 28, A à D).

Pl. XIII.

Fig. 1. — Edification de la partie *b* de l'inflorescence (milieu). La partie centrale de l'apex est moins colorée que les deux régions latérales qui la bordent. Observer dans la région plus méristématique de droite (au-dessus de *b. a. i.*) les divisions anticlines.

Fig. 2. — Fin de l'édification de la partie *b*. L'axe de l'apex est ici légèrement déjeté sur le côté.

Fig. 3. — Edification de la partie *a* (milieu). A droite, détail du bourgeon *b. a. i.* pris sur une coupe voisine.

Fig. 4. — Fin de l'édification de la partie *a* ou fin de la phase inflorescentielle ; b_n est ici la dernière bractée de l'inflorescence.

On peut observer sur toutes ces figures une zonation du méristème apical. Les bourgeons axillaires inflorescentiels *b. a. i.* ont une formation précoce.

(Voir les relevés de mitoses correspondant aux fig. 1, 2 et 3 : fig. 28, E, F, G).

Planche XIV

Etude sous la loupe binoculaire du *Nicotiana rustica*

Fig. 1. — Aspect d'un échantillon prélevé vers la fin de la phase inflorescentielle (voir la coupe longitudinale axiale de cet échantillon, fig. 3, Pl. XIII). Observer la grappe secondaire de b_{n-22} de ce même échantillon (coupe longitudinale axiale d'un échantillon au même stade, fig. 1, Pl. XV), b_n est la dernière bractée formée.

Fig. 2 et 3. — Echantillons dont la fleur terminale *FL. T.* est formée : stade à 1 sépale (fig. 2) et stade à 5 sépales (fig. 3). Observer les cymes axillaires de b_n à b_{n-10} et les grappes secondaires de b_{n-12} et de b_{n-26} des mêmes échantillons.

— *Les cymes axillaires* : sur la fig. 2, les bourgeons de la base (b_{n-10} à b_{n-6}) ont déjà commencé à s'organiser en cymes, ceux situés plus haut (b_{n-5} à b_n) sont encore sous forme de primordiums homogènes ; — sur la fig. 3, tous les bourgeons axillaires sont organisés en cymes ; les derniers

formés ont « rattrapé » les premiers (seule la cyme de b_{n-10} est plus avancée que les autres).

— *Les grappes secondaires* : sur les fig. 2 et 3 on peut voir que les grappes secondaires les plus basales (b_{n-25}) sont plus « avancées » que celles situées plus haut (b_{n-12}) (observer par exemple *fl. t.*).

b_n, dernière bractée ; *FL. T.*, fleur terminale de l'axe principal ; *fl. t.*, fleur terminale des axes secondaires ; *1*, *2*, *3*, etc..., bractées des axes secondaires.

Planche XV

Grappes secondaires du *Nicotiana rustica*

Fig. 1. — 2 coupes longitudinales voisines passant par les bractées *1*, *2* et *6* de la grappe axillaire de b_{n-22} (voir Pl. XIV, fig. 1). Bien que très réduits, les bourgeons axillaires inflorescentiels des bractées *1* et *2* sont plus évolués que celui de la bractée *6*, plus volumineux dès sa naissance (*b. a. i.*). Remarquer à gauche de *b. a. i.* l'alignement des mitoses anticlines (début de formation de la zone en coquille) ; voir également la fig. 30, A.

Fig. 2. — Coupes longitudinales dans deux grappes de 3 cymes prélevées à un stade identique (voir Pl. XIV, fig. 2, b_{n-19}) passant respectivement par les bractées *1*, *2* (fig. a) et *3* (fig. b). Les bourgeons axillaires des bractées *1* et *2* sont plus évolués que celui de la bractée *6* (*b. a. i*) ; voir également la fig. 30, B.

(Alcool-formol-acide-acétique, pyronine-vert de méthyle).

Planche XVI

La cyme bipare du *Nicotiana rustica*

Stades successifs de la transformation du bourgeon a_1 (fig. 1) en cyme bipare (fig. 8) montrant la formation de la fleur *1*, des bractées α_1 et β_1 et de leurs bourgeons axillaires a_2 dont *l'initiation* est simultanée (fig. 2 à 4) ou basipète (fig. 5 et 6). Les fig. 7 et 8 montrent le *développement* basipète.

(Alcool-formol-acide-acétique, pyronine-vert de méthyle).
Grossissement identique de 1 à 7.

Planche XVII

Nicotiana nudicaulis

Fig. 1. — Aspect général d'un pied en cours d'épanouissement.
— La fleur terminale *FL. T.* est la première épanouie.
— Sur la partie allongée, l'épanouissement des inflorescences axillaires (toutes ici sont des cymes) est *basipète*, exception faite pour l'avant-dernière cyme (b_{n-1}) qui s'épanouit avant la dernière (b_n).
— Sur la partie en rosette, les inflorescences axillaires (grappes complexes de cymes) se développent et s'épanouissent dans un ordre *basipète*.

Fig. 2. — Aspect général d'un pied en fin de végétation montrant l'importance des inflorescences latérales de la rosette.

Fig. 3. — Extrémité d'une inflorescence simulant une cyme bipare.

Remarquer sur les fig. 1 et 3, les bourgeons axillaires surnuméraires *b. s.* (développés en petites cymes) à l'aisselle de bractées très réduites. Les inflorescences axillaires principales sont séparées de leurs bractées axillantes par des distances souvent importantes (*HP*, hypomérithalle).

Planche XVIII

Nicotiana nudicaulis

Coupes longitudinales axiales dans des apex édifiant la partie en rosette (phase en rosette).

(Alcool-formol-acide-acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

Fig. 1. — Milieu de la phase en rosette.

Fig. 2 et 3 (deux plans de coupes différents ; voir le schéma, à gauche). — Fin de la phase en rosette ; remarquer le début de bombement de l'apex et la diminution de largeur de la moelle.

Toutes ces figures montrent une zonation de l'apex.
(Voir les relevés de mitoses correspondants : fig. 35, A, B, C).

b_n, dernière bractée formée ; *a. i.*, anneau initial ; *m. a.*, méristème d'attente ; *m. m.*, méristème médullaire ; *b. a. i.*, bourgeon axillaire inflorescentiel.

Planche XIX

Nicotiana nudicaulis

Coupes longitudinales axiales dans des apex édifiant la partie allongée de la plante (phase d'allongement).

(Fig. 1, Navachine, hématoxyline ; fig. 2 et 3, Alcool-formol-acide-acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

Fig. 1. — Apex au début de la phase d'allongement. Remarquer le bombement assez prononcé de l'apex et la zonation qui est très nette.

Fig. 2. — Stade postérieur à celui de la fig. 1. Le bombement est plus prononcé et la zonation est un peu estompée. Le schéma montre la direction de la coupe.

Fig. 3. — Apex fixé un peu avant la fin de la phase inflorescentielle. La zonation est très estompée.

Remarquer sur toutes ces figures la naissance précoce des bourgeons axillaires inflorescentiels *b. a. i.*

(Voir les relevés de mitoses correspondants : fig. 35, D, F, G.)

b_n, dernière bractée formée.

Planche XX

Nicotiana nudicaulis

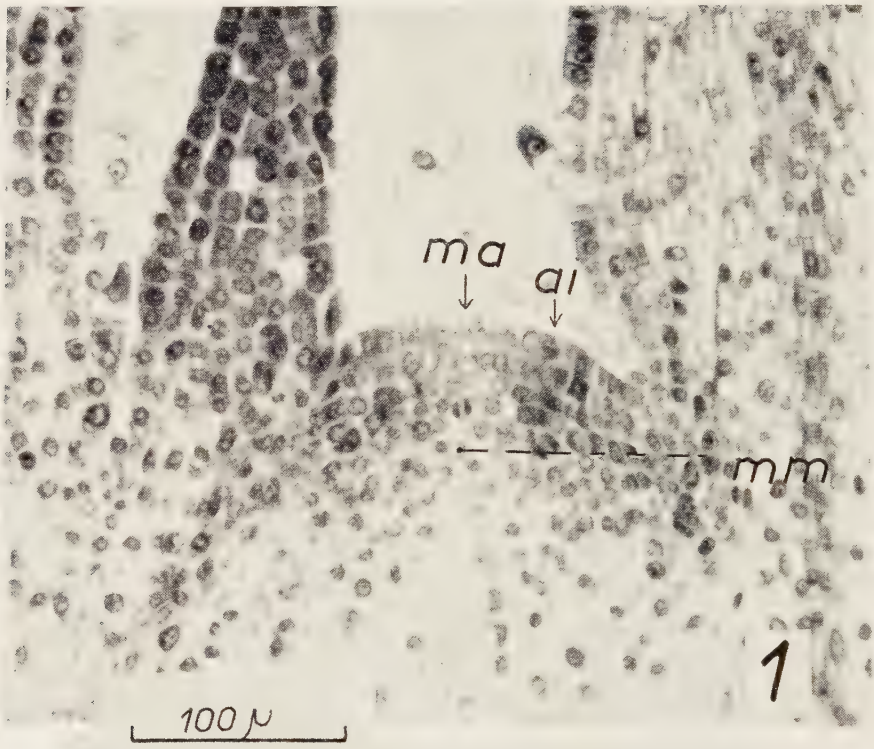
Coupes longitudinales axiales dans des apex fixés à la fin de la phase inflorescentielle : formation de la dernière bractée b_n de l'inflorescence et de la fleur terminale *FL. T.* (3 stades successifs ; S_1, premier sépale). Les schémas montrent la direction des coupes.

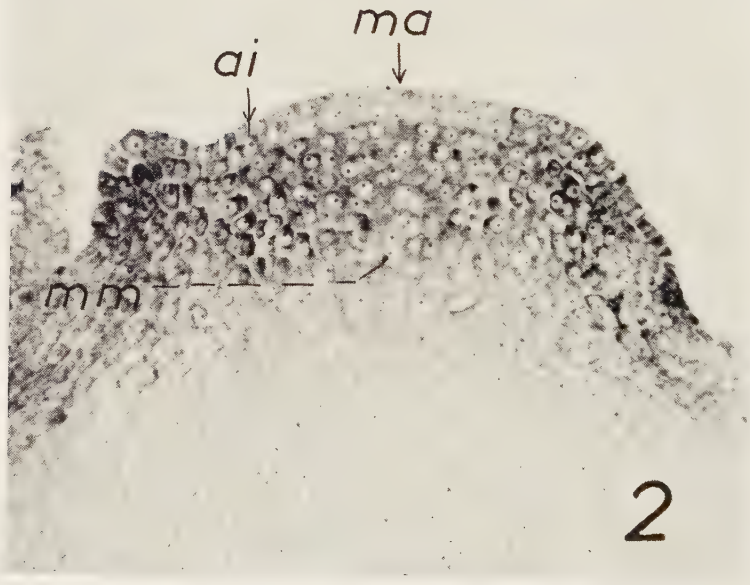
(Alcool-formol-acide acétique, pyronine-vert de méthyle).
Toutes les photographies sont à la même échelle.

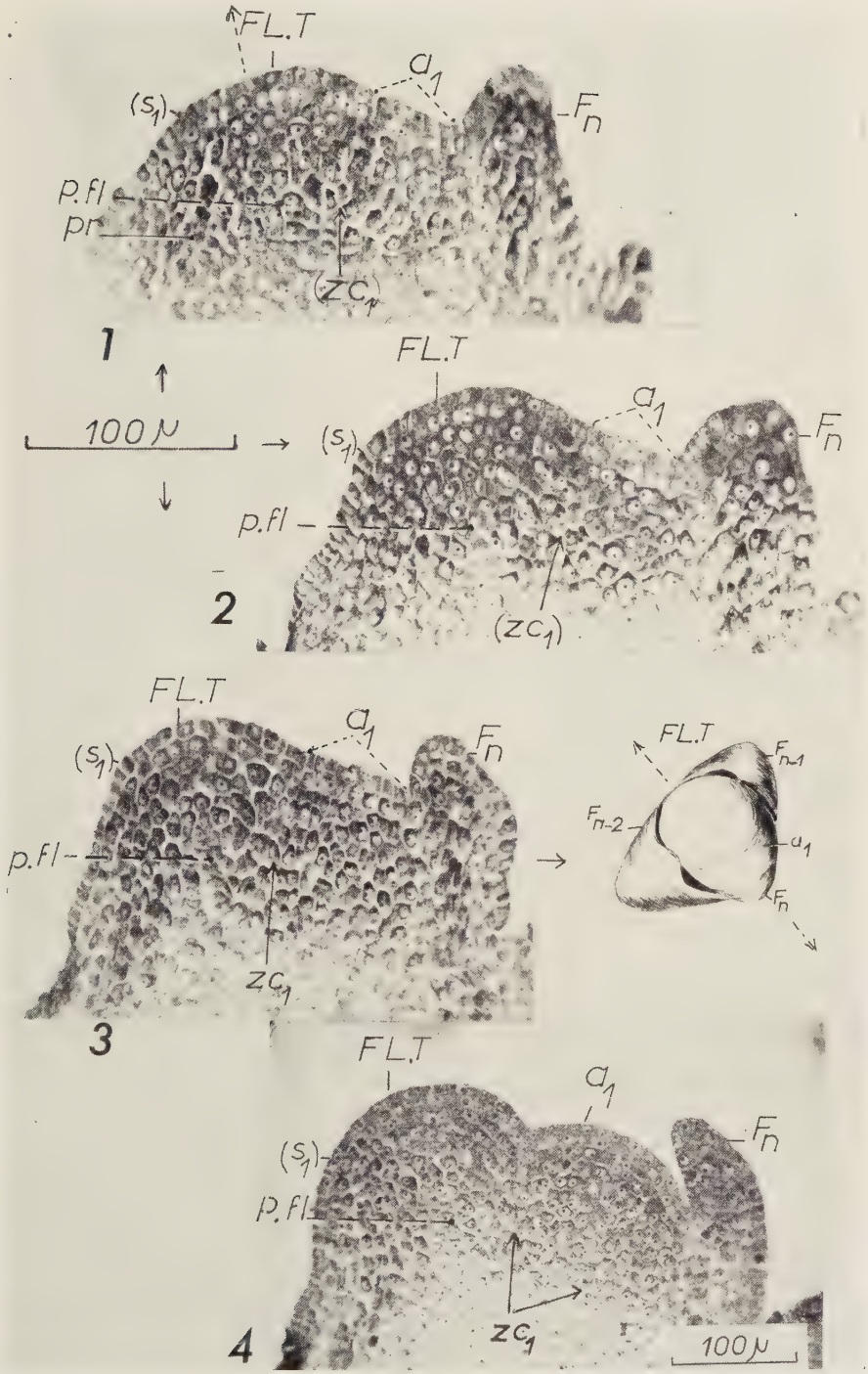
Observer, en considérant successivement les fig. 1, 2 et 3, la naissance précoce du bourgeon de b_n (*b. a. i.*) (fig. 1) et son développement très rapide (fig. 2 et 3). Le bourgeon de b_{n-4} par contre n'évolue pas.

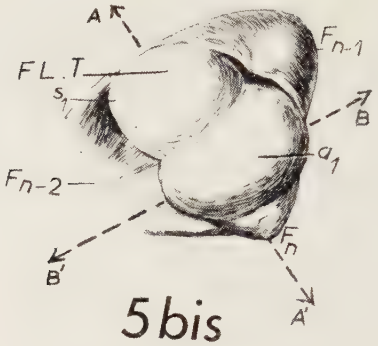
(Sur l'échantillon de la fig. 1, le bourgeon de b_{n-1}, énorme, est entamé par la coupe longitudinale axiale passant par b_n).

1
10cm
2a
2b
FL.T
Fn
Fn-1
3
J.inf
β
α
5cm
4
bg. veg
r. veg
5a
5b

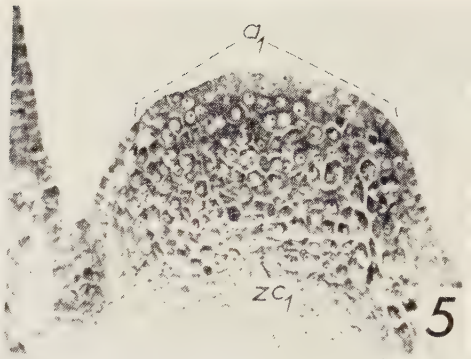

ma
ai
mm
1
100 µ


ma
ai
mm
2

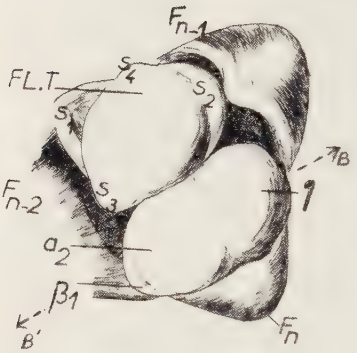

FL.T
a_1
(s_1)
F_n
p.fl
pr
(zc_1)
1
100 µ
2
3
4
F_{n-1}
F_{n-2}
zc_1



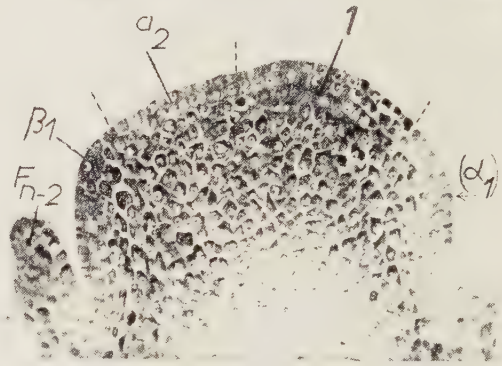
5bis



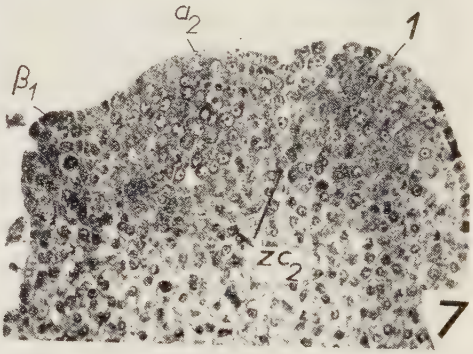
5



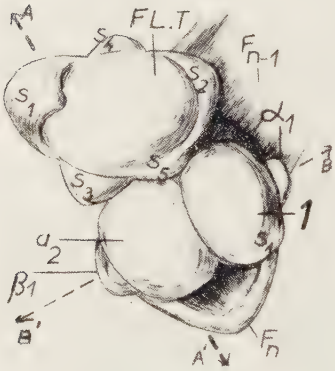
7bis



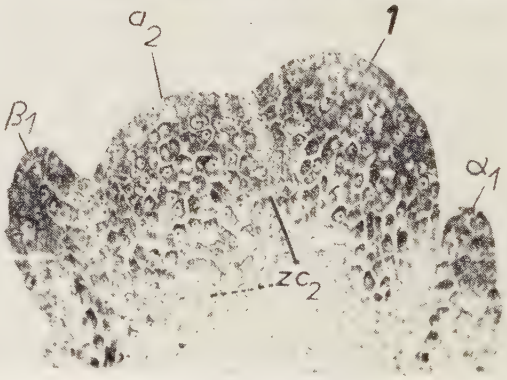
6



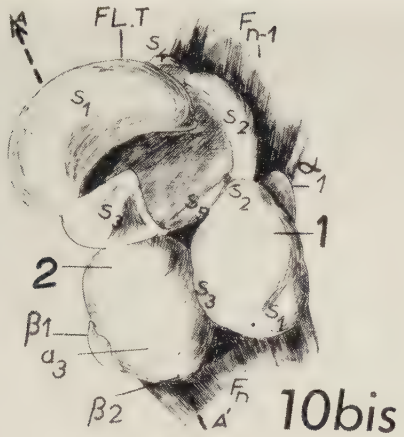
7



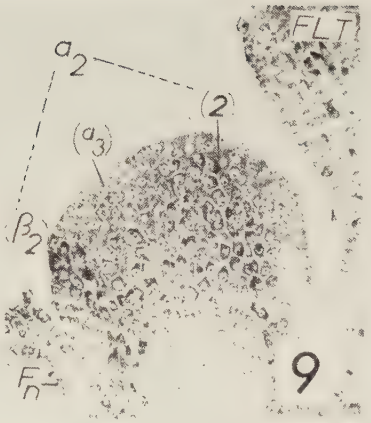
8bis



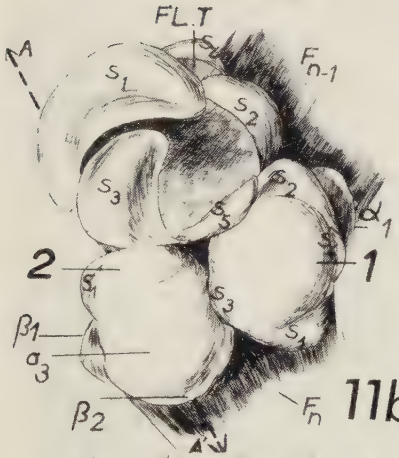
8



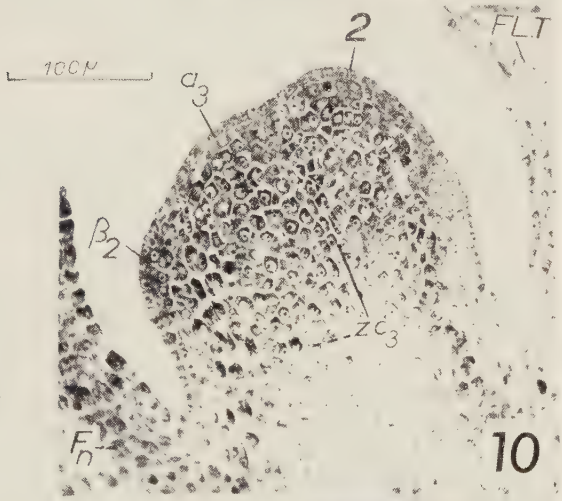
10bis



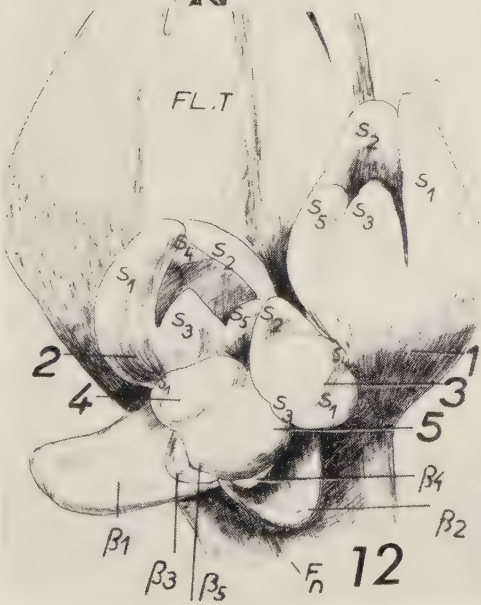
9



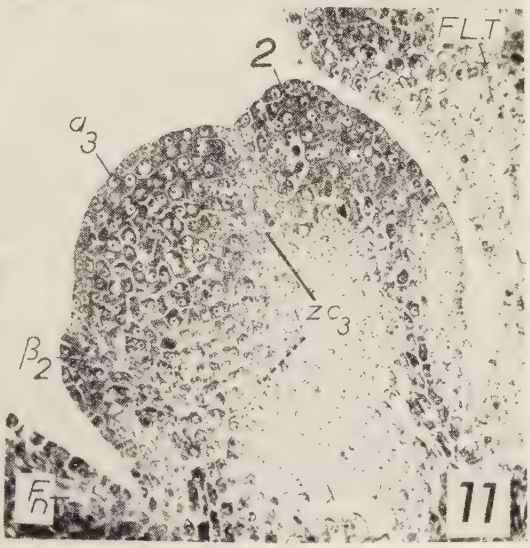
11bis



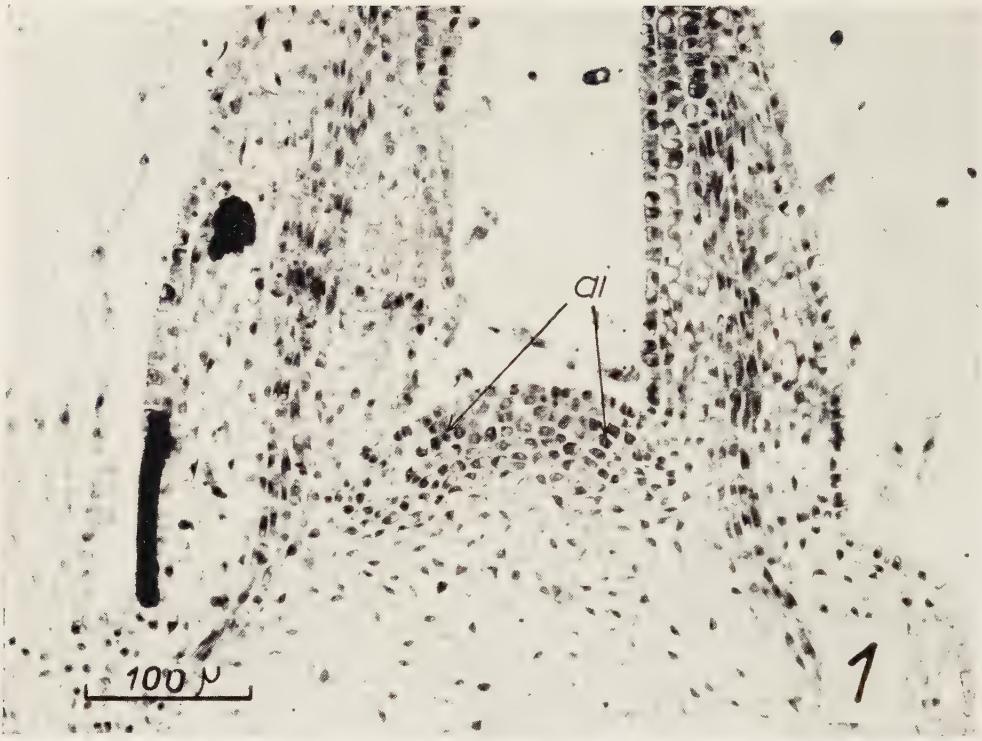
10

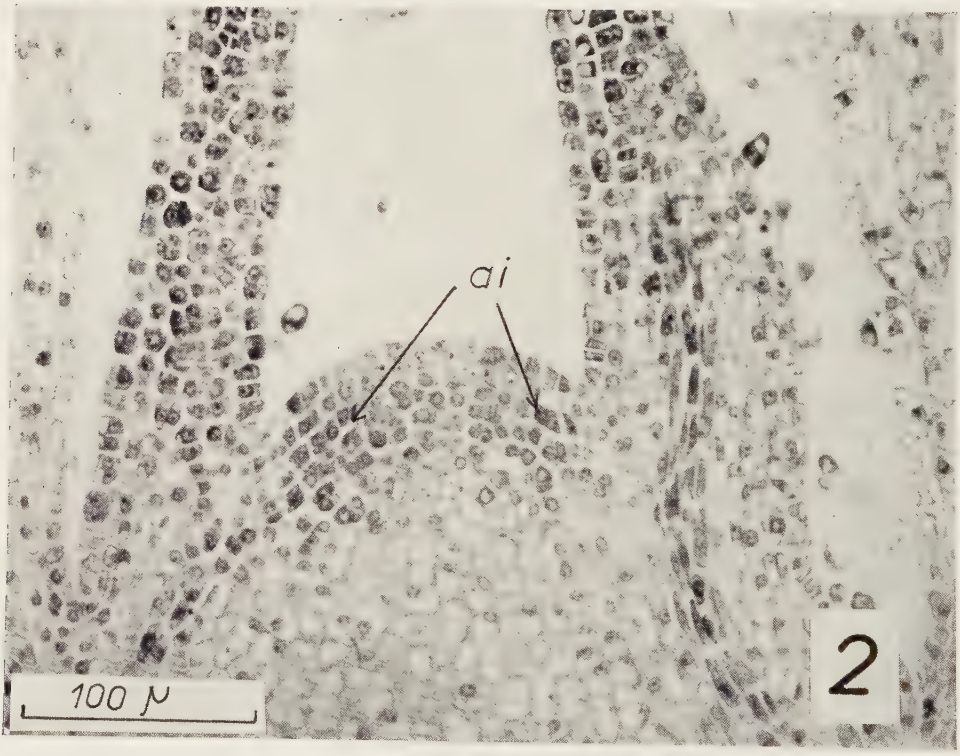


12



11

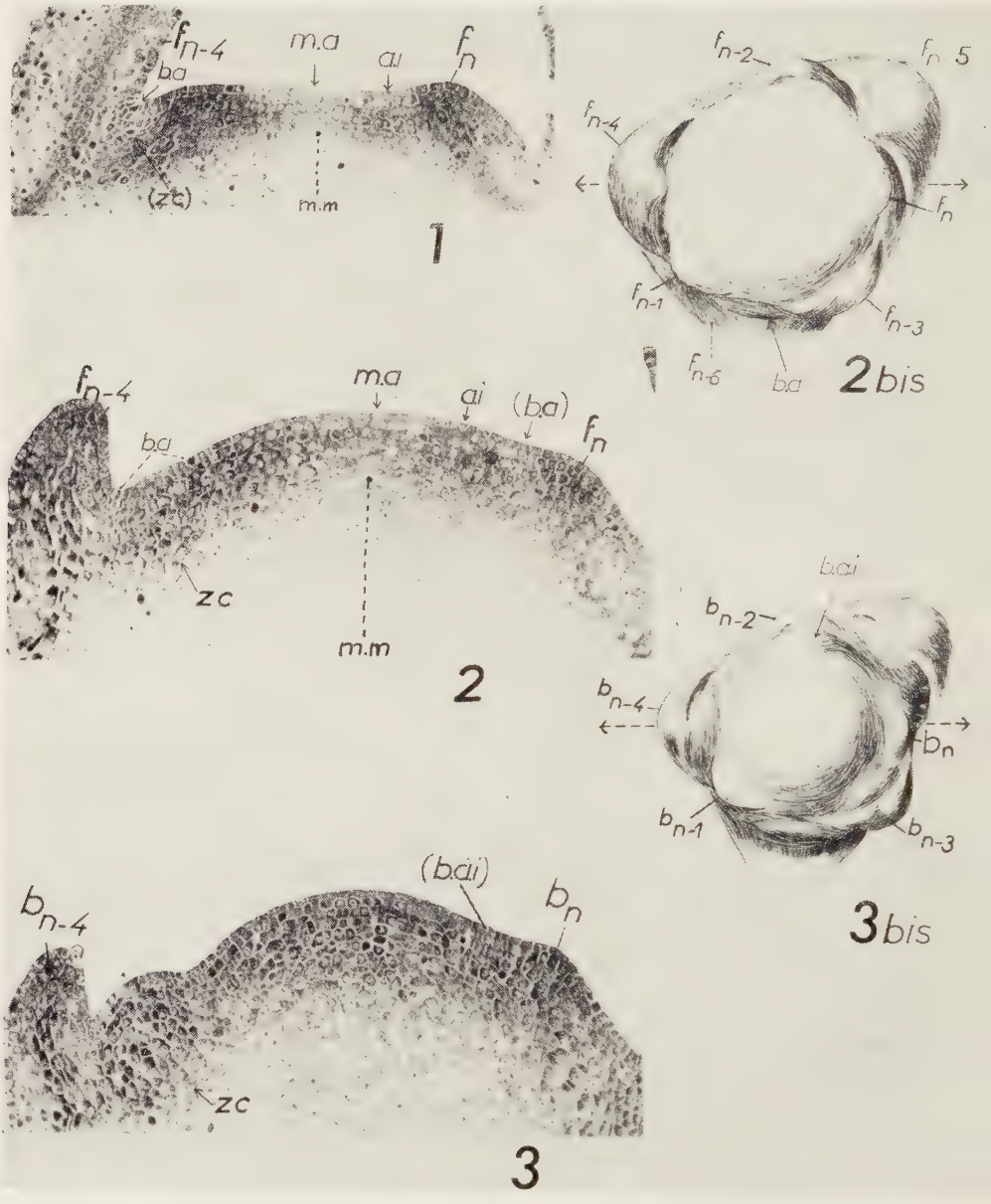

ai
100 µ
1

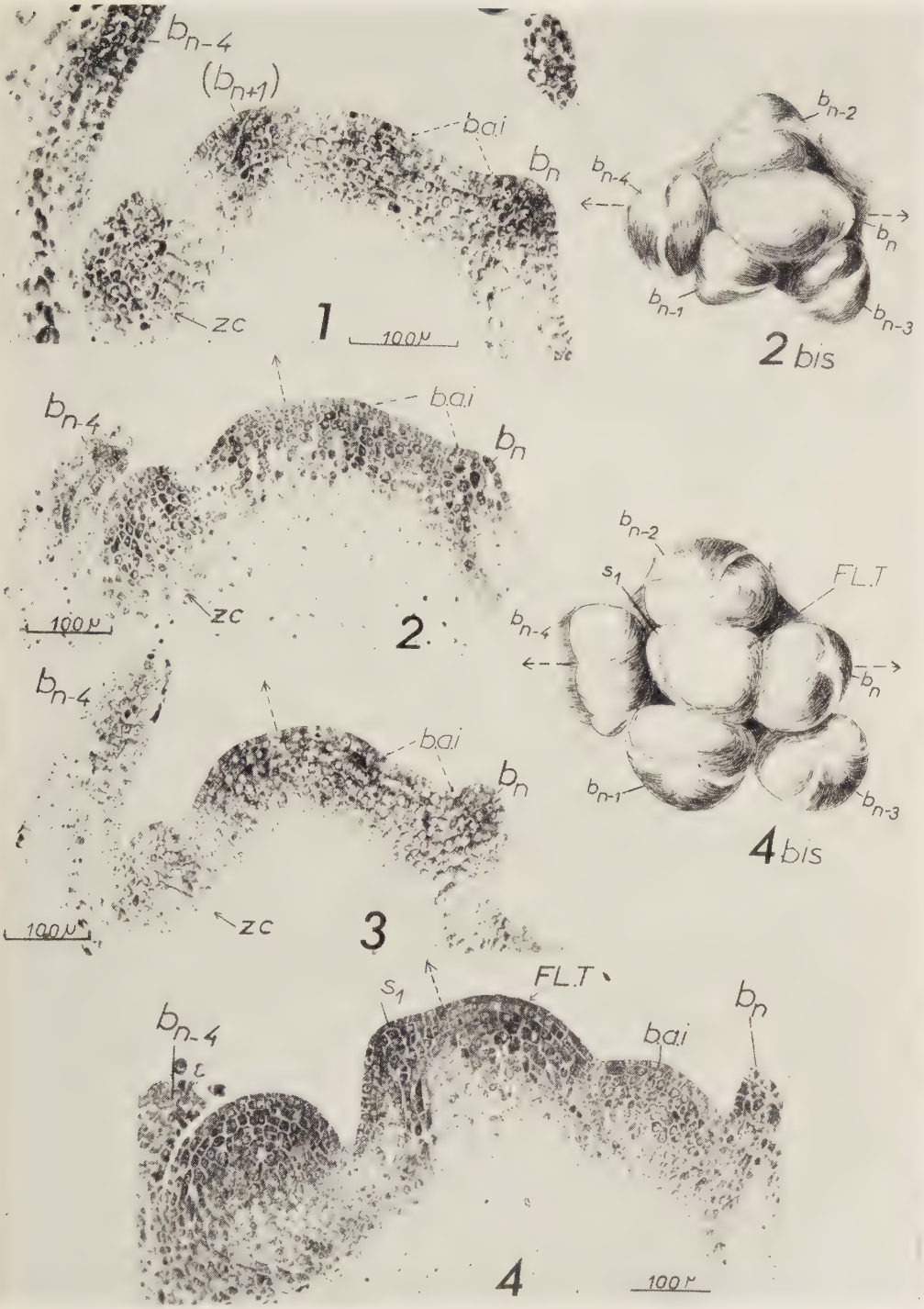

ai
100 µ
2

30cm
1

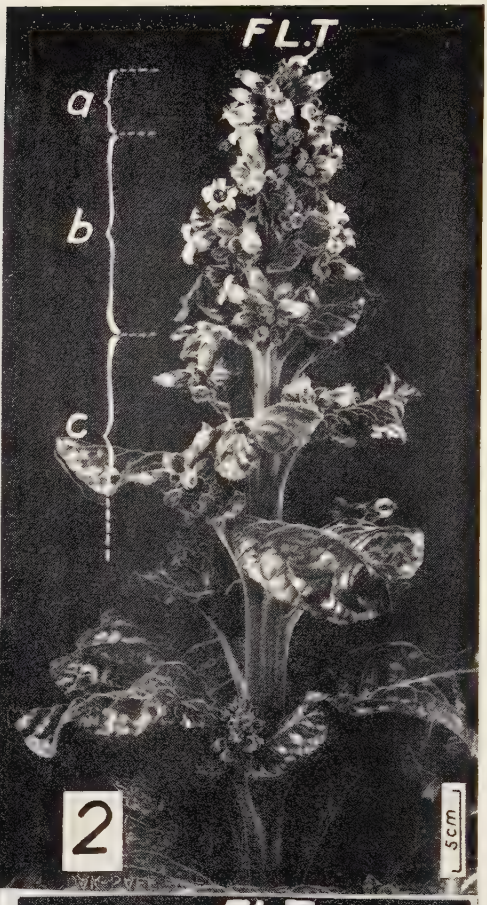
FLT
a
b
5cm
2

FLT
a
(b)
5cm
3


f_{n-4}
m.a
a.i
f_n
b.a
(z.c)
m.m
1
f_{n-2}
f_{n-5}
f_{n-4}
f_n
f_{n-1}
f_{n-3}
f_{n-6}
b.a
2bis
f_{n-4}
m.a
a.i
(b.a)
f_n
b.a
z.c
m.m
2
b.a.i
b_{n-2}
b_{n-4}
b_n
b_{n-1}
b_{n-3}
3bis
(b.a.i)
b_{n-4}
b_n
z.c
3

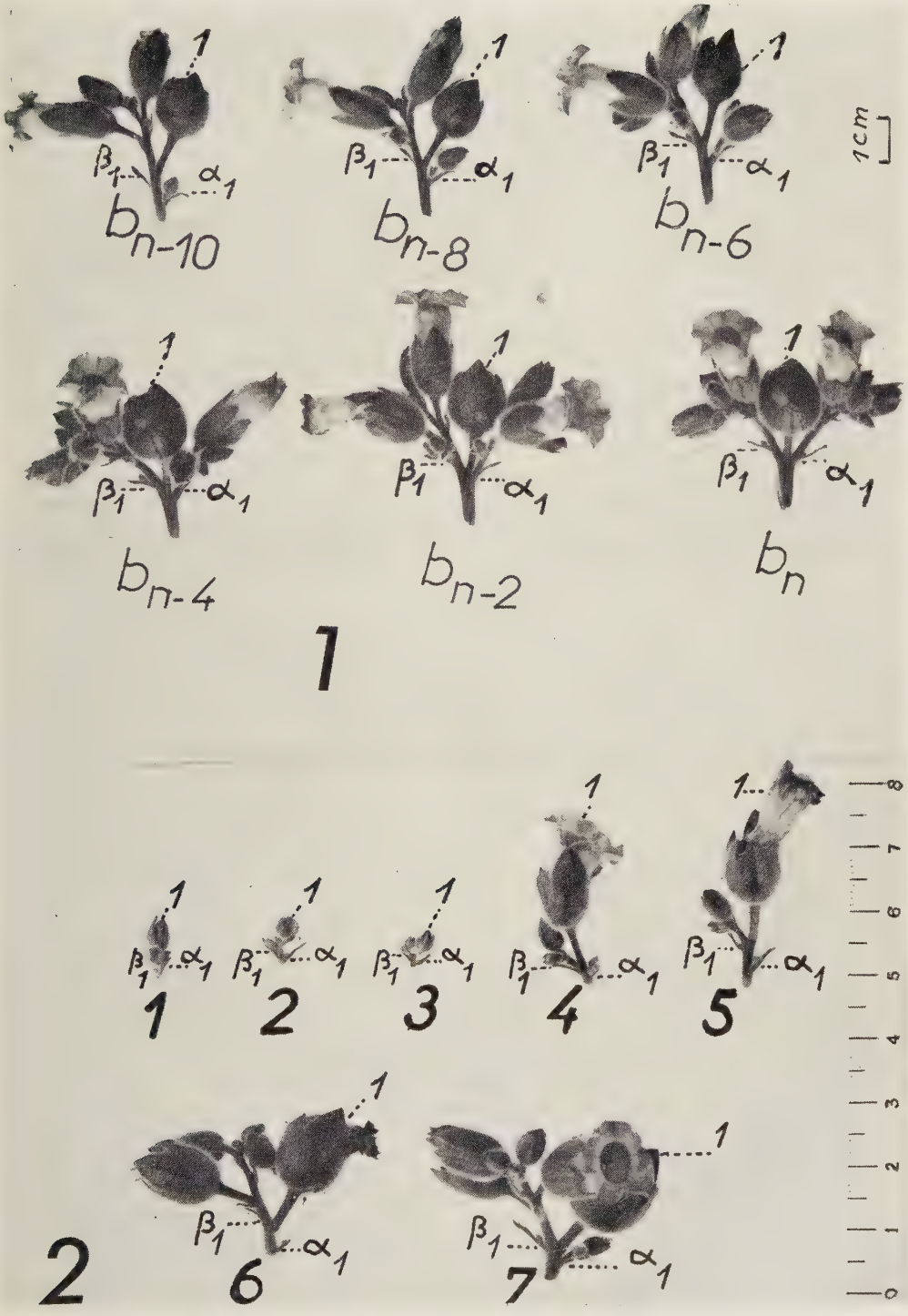

b_{n-4}
(b_{n+1})
b.a.i
b_n
zc
1
100 µ
b_{n-2}
b_{n-4}
b_n
b_{n-1}
b_{n-3}
2 bis
b_{n-4}
b.a.i
b_n
100 µ
zc
2
b_{n-2}
s_1
FL.T
b_{n-4}
b_n
b_{n-1}
b_{n-3}
4 bis
b_{n-4}
b.a.i
b_n
100 µ
zc
3
s_1
FL.T
b_n
b_{n-4}
b.a.i
4
100 µ

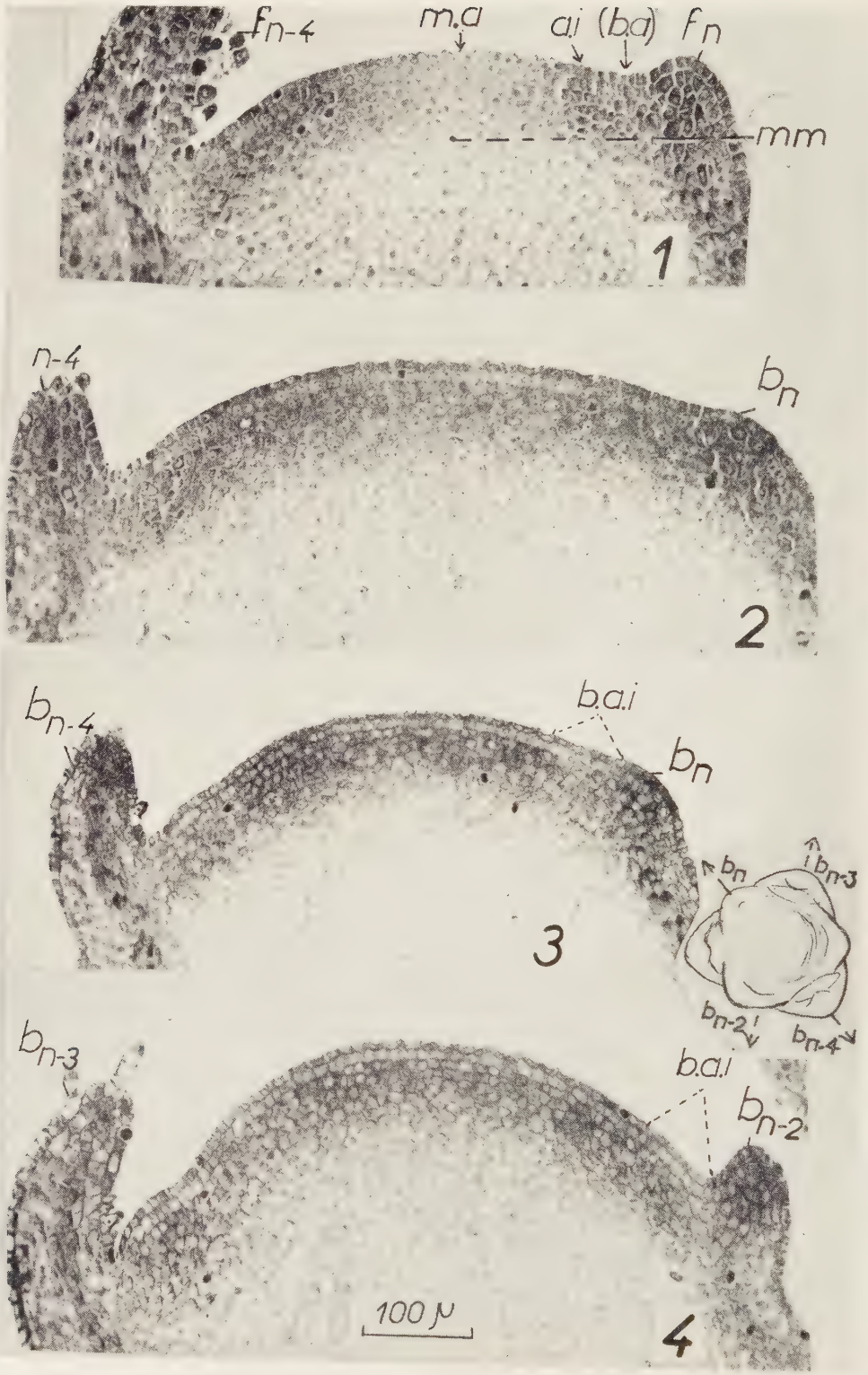
50 cm
HP
HP
HP
1


FL.T
a
b
c
2
5cm

fl.t
3
1cm

FL.T
a
b
c
4
5cm


1
β1
α1
bn-10
bn-8
bn-6
1cm
bn-4
bn-2
bn
1
1 2 3 4 5
6 7
2


fn-4
m.a
a.i
(b.a)
fn
mm
1
n-4
bn
2
bn-4
b.a.i
bn
3
bn
bn-3
bn-2
bn-4
bn-3
b.a.i
bn-2
100 µ
4

b_{n-4}
(b.a.i)
b_n
1
b.a.i
b_{n-4}
b_n
2
b.a.i
b.a.i
b_{n-4}
b_n
3
b.a.i
b_n
b_{n-4}
100 µ
4

1
2
3
FL.T
Fl.t
bn
bn-1
bn-2
bn-3
bn-4
bn-5
bn-6
bn-7
bn-8
bn-9
bn-10
bn-12
bn-22
bn-25
bn-6
bn-8
bn-10
S1
S2
S3
S4
S5

Fig. 1

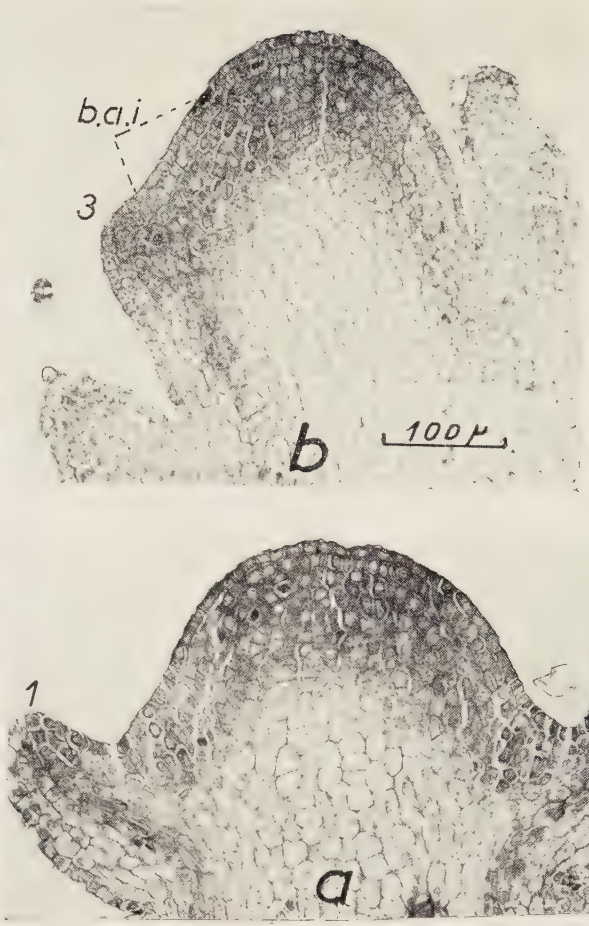
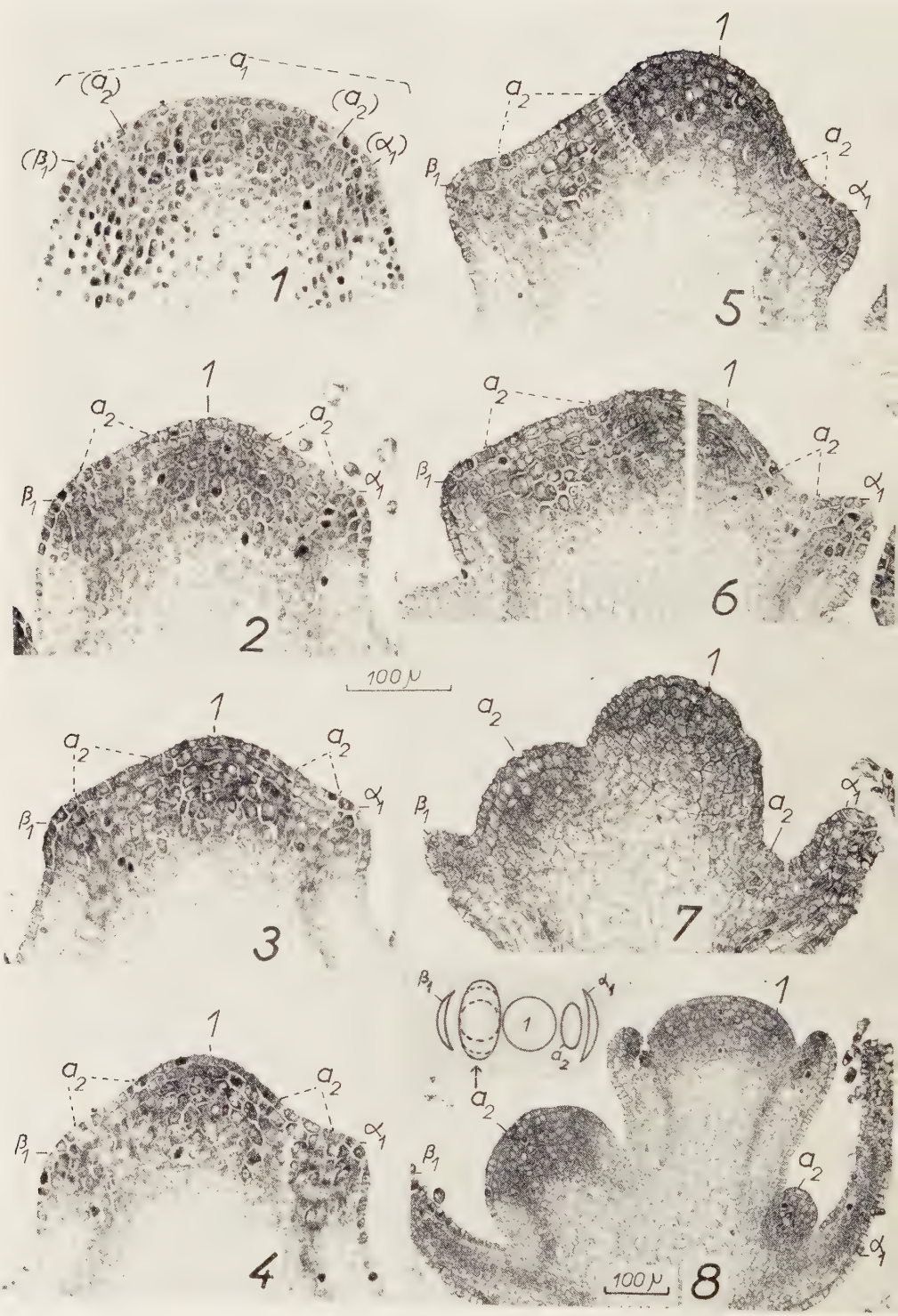
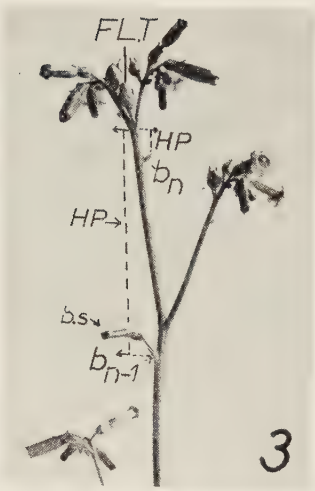


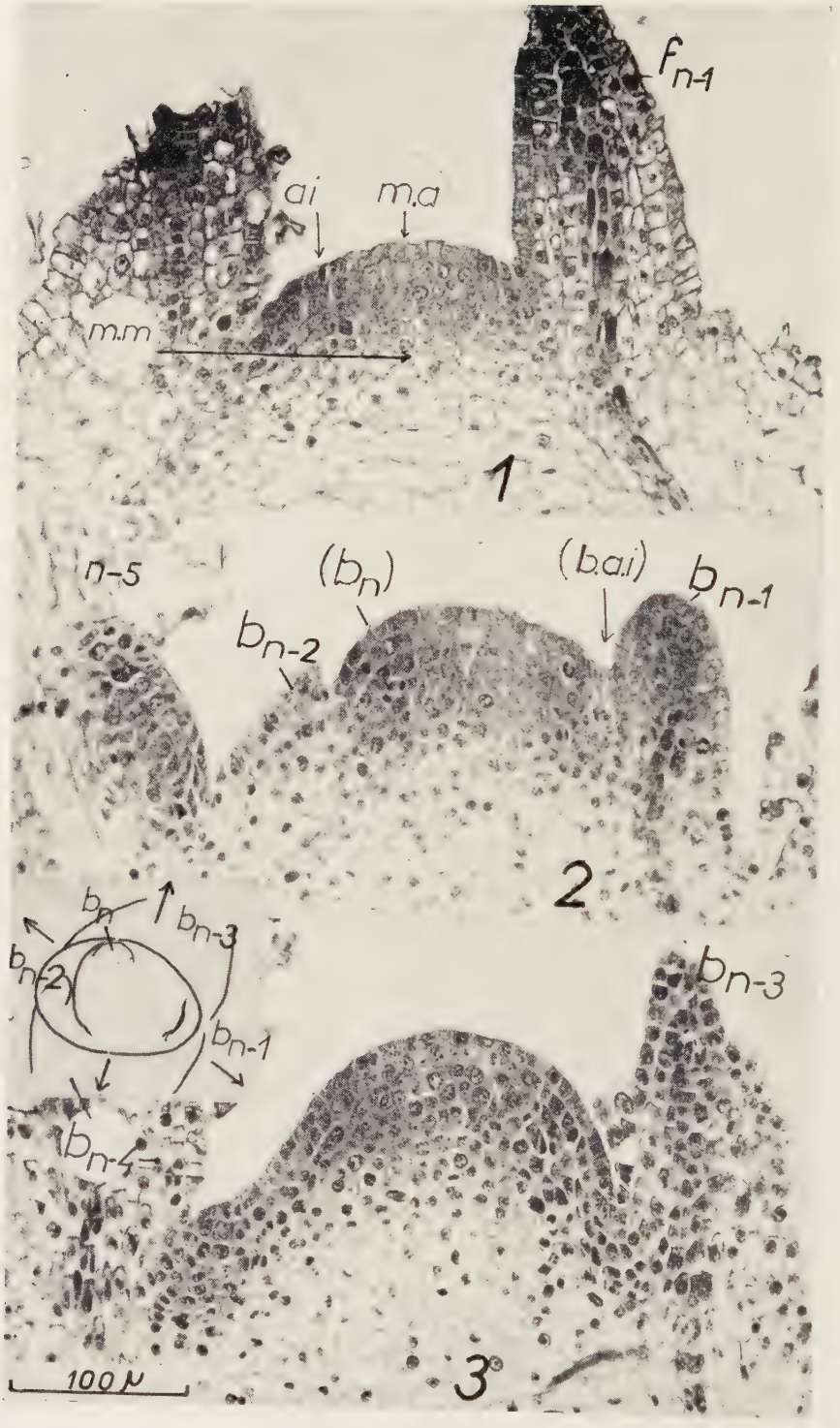
Fig. 2

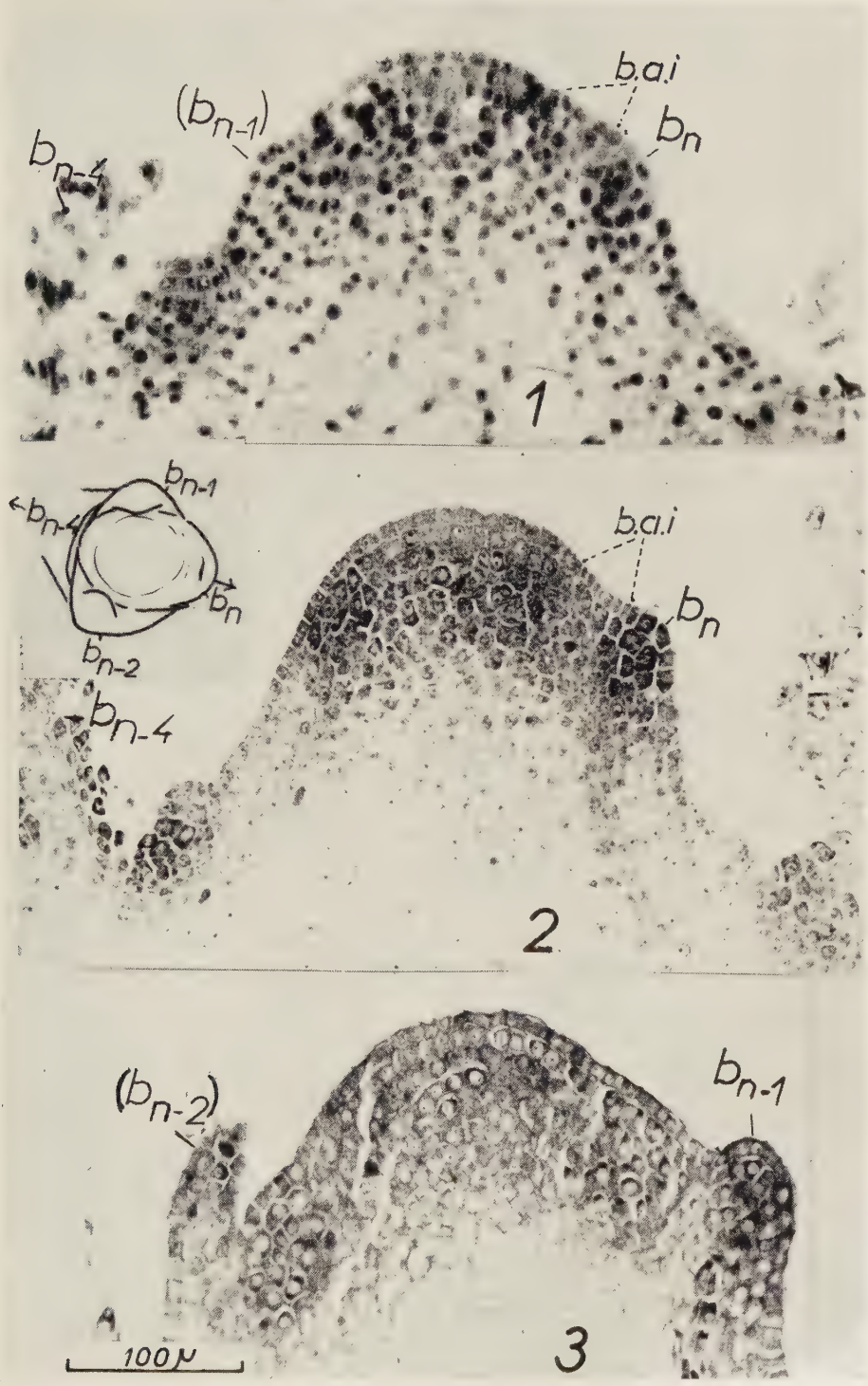

1
(a2)
a1
(a2)
(α1)
(β1)
1
5
2
6
100 μ
3
7
4
8

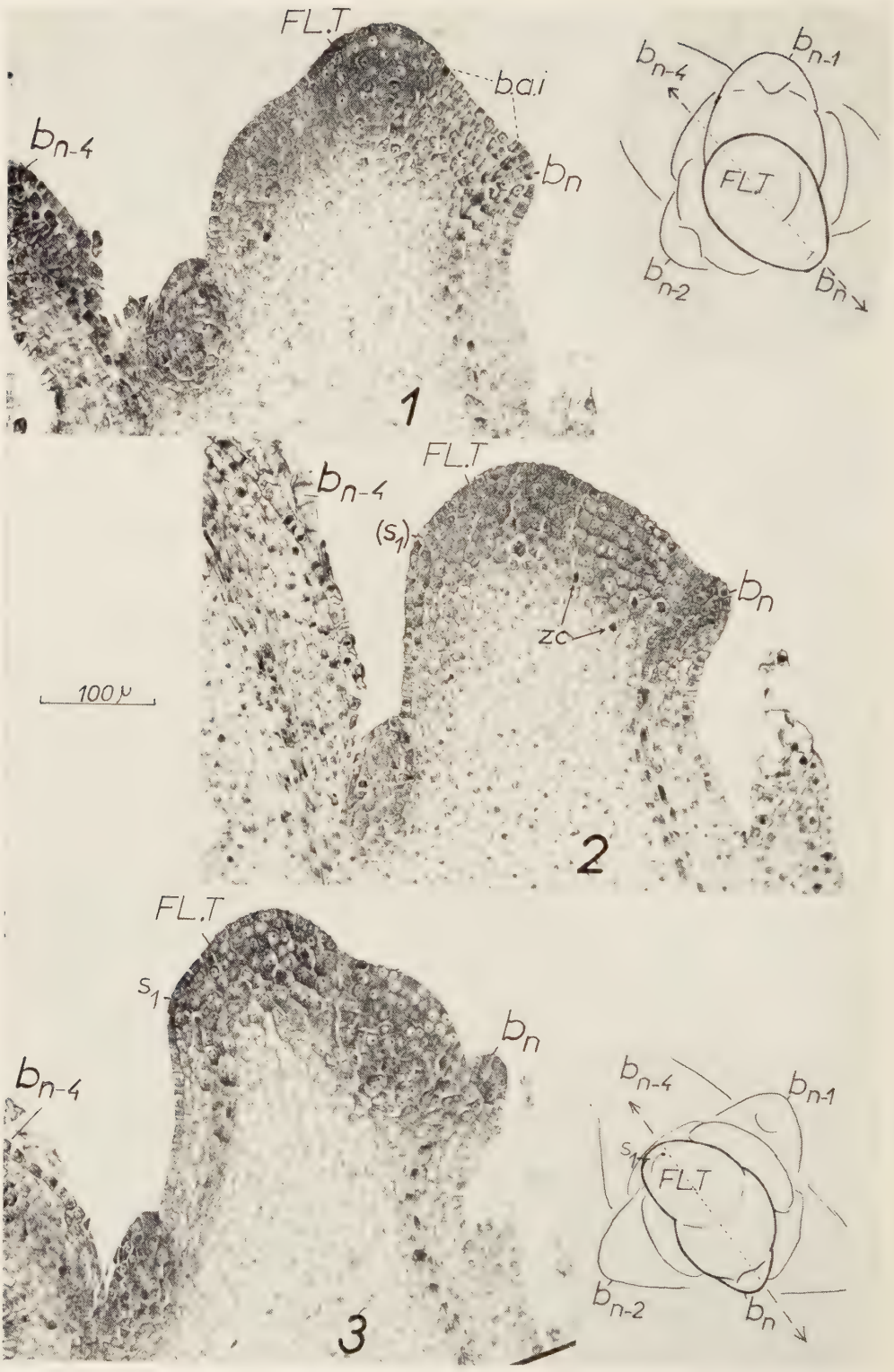
FL.T
b_n
b_{n-1}
HP
b.s
b_{n-2}
1 cm
HP
b_{n-3}
b_{n-6}
b_{n-4}
b_{n-5}
b_{n-7}
1


FL.T
HP
b_n
HP
b.s
b_{n-1}
3

2


f_{n-1}
ai
m.a
m.m
1
n-5
(b_n)
(b.a.i)
b_{n-1}
b_{n-2}
2
b_n
b_{n-3}
b_{n-2}
b_{n-1}
b_{n-4}
b_{n-3}
100 µ
3


b.a.i
(b_{n-1})
b_n
b_{n-4}
1
b_{n-1}
b_{n-4}
b_n
b_{n-2}
b.a.i
b_n
b_{n-4}
2
(b_{n-2})
b_{n-1}
100 µ
3


FL.T
b.a.i
b_{n-4}
b_n
b_{n-1}
b_{n-2}
1
b_{n-4}
FL.T
(s_1)
b_n
zo
100 µ
2
FL.T
s_1
b_n
b_{n-4}
3

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

" PATHOLOGIE DU TABAC "

Vu et approuvé :

Paris, le 17 Septembre 1965.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE